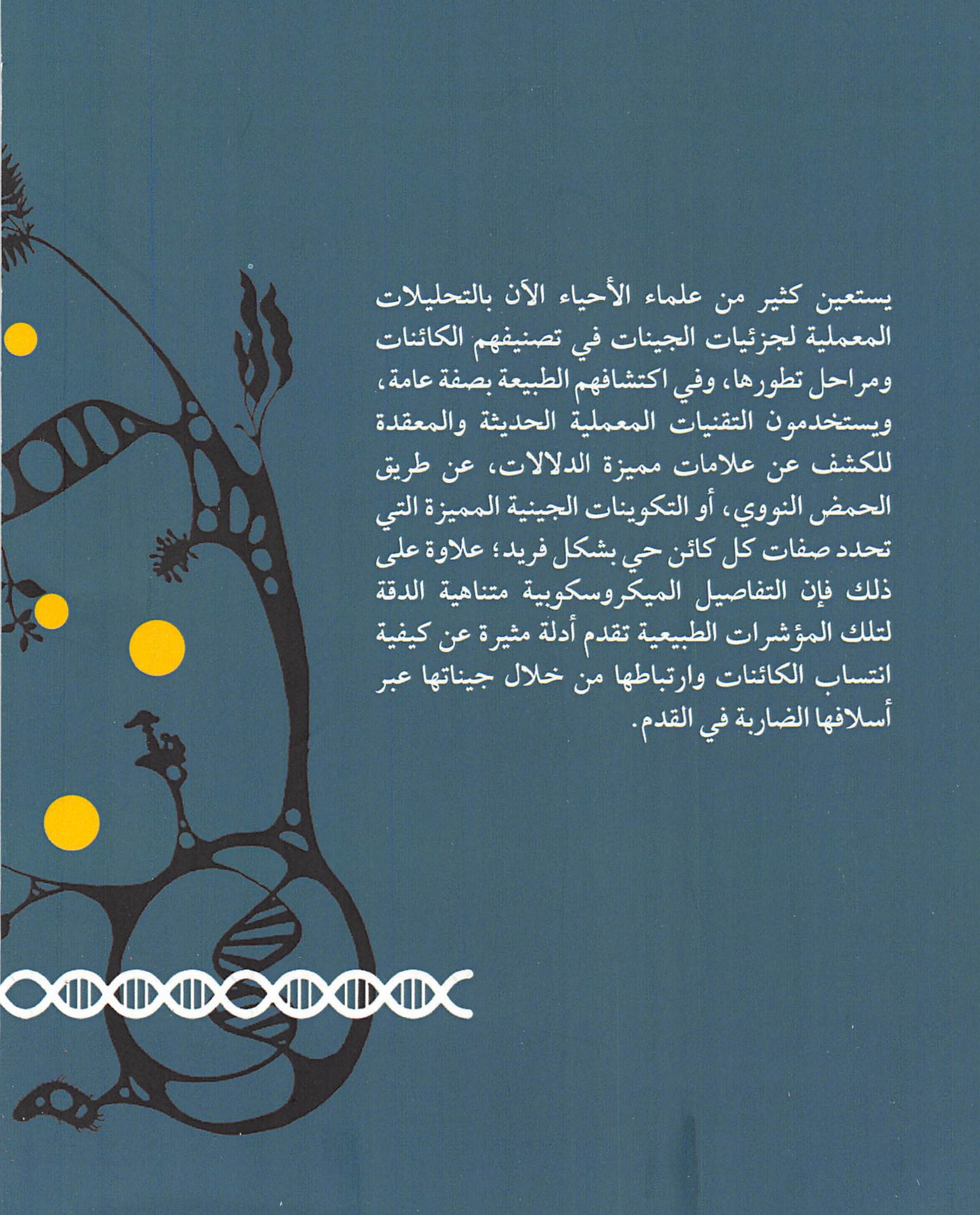


مسارات التطور في الطبيعة
من منظور التصنيف التطوري الجيني

تأليف: جون س. أفيس
ترجمة: محمود خيال

المركز القومي للترجمة

2123



يستعين كثير من علماء الأحياء الآن بالتحليلات المعملية لجزئيات الجينات في تصنيفهم الكائنات ومراحل تطورها، وفي اكتشافهم الطبيعة بصفة عامة، ويستخدمون التقنيات المعملية الحديثة والمعقدة للكشف عن علامات مميزة الدلالات، عن طريق الحمض النووي، أو التكوينات الجينية المميزة التي تحدد صفات كل كائن حي بشكل فريد؛ علاوة على ذلك فإن التفاصيل الميكروسكوبية متناهية الدقة لتلك المؤشرات الطبيعية تقدم أدلة مثيرة عن كيفية انتساب الكائنات وارتباطها من خلال جيناتها عبر أسلافها الضاربة في القدم.

مسـارات التطـور فـي الطـبيعـة

من منظور التصنيف التطوري الجيني

المركز القومى للترجمة
تأسس فى أكتوبر ٢٠٠٦ تحت إشراف: جابر عصفور
مدير المركز أنور مغيث

- العدد: 2123
- مسارات التطور فى الطبيعة: من منظور التصنيف التطورى الجينى
- جون س. أفيس
- محمود خيال
- اللغة: الإنجليزية
- الطبعة الأولى 2014

هذه ترجمة كتاب:

EVOLUTIONARY PATHWAYS IN NATURE: A Phylogenetic Approach

By: John C. Avise

The English edition was originally published by Cambridge University Press

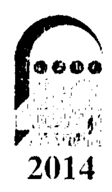
شارع الجبلاية بالأوبرا- الجزيرة- القاهرة. ت: ٢٧٣٥٤٥٢٤ فاكس: ٢٧٣٥٤٥٥٤
El Gabalaya St. Opera House, El Gezira, Cairo.
E-mail: nctegypt@nctegypt.org Tel: 27354524 Fax: 27354554

مسارات التطور في الطبيعة

من منظور التصنيف التطوري الجيني

تأليف: جون س. أفيس

ترجمة: محمود خيال



2014

بطاقة الفهرسة
إعداد الهيئة العامة لدار الكتب والوثائق القومية
إدارة الشئون الفنية

أفيس، جون س.
مسارات التطور في الطبيعة من منظور التصنيف التطوري الجينـــي/
تأليــف: جون س. أفيس، ترجمة: محمود خيال؛
ط ١ - القاهرة: المركز القومي للترجمة، ٢٠١٤
٤٧٦ ص، ٢٤ سم
١ - الوراثة - خصائص
٢ - فسيولوجيا الوراثة
(أ) خيال، محمود (مترجم)
(ب) العنوان
٥٧٥,١٢

رقم الإيداع: ٣٢٩٦ /٢٠١٢
الترقيم الدولي: I.S.B.N - 978 - 977 - 704 - 949 - 8
طبع بالهيئة العامة لشئون المطابع الأميرية

المحتويات

تمهيد

يستعين كثير من علماء الأحياء الآن بالتحليلات المعملية لجزيئات الجينات في تصنيفهم الكائنات ومراحل تطورها، وفي استكشافهم الطبيعة بصفة عامة، ويستخدمون التقنيات المعملية الحديثة والمعقدة للكشف عن علامات مميزة "دلالات" للحمض النووي المعروف اختصارًا بالدنا **DNA markers**، أو "التكوينات الجينية المميزة" **Genetic tags**، التي تحدد صفات كل كائن حي بشكل فريد؛ علاوة على ذلك فإن التفاصيل الميكروسكوبية متناهية الدقة لتلك المؤشرات الطبيعية تقدم أدلة مثيرة عن كيفية انتساب الكائنات وارتباطها من خلال جيناتها عبر أسلافها الضاربة في القدم. ذلك أن نمط ترتيب المكونات الجزيئية للحمض النووي "دنا" **DNA** وتسلسلها الطويل، والمستقرة داخل خلايا كل الكائنات الحية، لا يحمل التعليمات الجزيئية الوراثية الضرورية للحياة فحسب، بل يحمل أيضًا سجلاً مفصلاً ومستفيضًا عن أصول الكائن التطورية ومنشئه.

تحدث الطفرات بصفة مستمرة أثناء عملية تكوين نسخة مكررة من الحمض النووي، وانتقالها من جيل إلى جيل تالٍ، ثم تنتشر بعد ذلك فيما يلي من أجيال (إما من خلال آليات الانتقاء الطبيعي[1] **Natural selection**، وإما- في أحيان أخرى- عن طريق حدوث انجراف وراثي بالصدفة **Genetic drift**)، بذلك تتبدل- بصفة تراكمية- بعض الكلمات أو الجمل الجزيئية المعينة من مجمل أصل النص

---

(1) الانتقاء الطبيعي Natural selection: يشيع في بعض الكتابات العربية استخدام تعبير "الانتخاب الطبيعي"، وترجمته حرفيًا إلى الإنجليزية هي "Natural ELECTION" للتعبير عن معنى Natural selection. وتحريًا للدقة يفضل استخدام تعبير الانتقاء أو الاصطفاء الطبيعي. [المترجم]

الوراثي لكل نوع من الأحياء، وقد تعلم العلماء في السنوات الأخيرة كيفية قراءة شفرة الأنساب الكامنة في هذا السجل التطوري وتفسيرها؛ فمثلها مثل مذكرات يومية تنطوي على السيرة الذاتية للطبيعة، ثم يجري تلخيص النتائج في شكل رسوم توضيحية تبين كيفية انتساب الأنواع المعينة من الكائنات الموجودة حاليًا إلى بعضها بعضا من خلال فروع تاريخية من شجرة الحياة.

وعلى الرغم من شيوع إجراء بحوث تحليل الأنساب في مناطق كثيرة من علم الأحياء، فإن التصنيف القائم على تحديد تسلسل الحمض النووي نادرًا ما يكون الهدف الأساسي للاهتمام العلمي؛ حيث تكون القيمة الأولى لكل تصنيف للتطور مبنية على التحليل الجزيئي للجينات في استخدامه بوصفه خلفية تاريخية لحل شفرات التاريخ التطوري لأنواع أخرى من السمات البيولوجية؛ مثل الأشكال الظاهرية (المورفولوجيا)، أو وظائف الأعضاء، أو السلوكيات، أو أساليب الحياة، أو التوزيع الجغرافي، ثم تُرسم خريطة لمضاهاة تلك السمات بخرائط التطور المقدرة بناءً على البيانات الجزيئية للحمض النووي. وبذلك يستطيع علماء الأحياء التصدي لتساؤلات مثيرة للدهشة، من قبيل: هل ظهرت قفزة حيوان الكانجارو الثنائية "Bipedal"، التي يستعمل فيها كلتا قدميه معا، مرة واحدة أو مرات متعددة أثناء تطوره؟ ومن أي نوع من السلف انحدرت مناقير طيور الطوقان "Toucan Birds" الشبيهة بالموز؟ وكم تكرر أثناء التطور فقدان الزواحف أطرافها؟ وهل تتشابه خصائص البروتينات المقاومة للتجمد ووظائفها الموجودة في أسماك كل من القطب الجنوبي والشمالي، بسبب انحدارها من سلف مشترك، أو بسبب حدوث تطور تقاربي (أو تجميعي) Convergent evolution، نظرًا إلى تعرض كل منهم لظروف متشابهة؟ وبأي سبل التطور طورت بعض الأسماك شحناتها من القذائف الكهربائية القوية؟ وهل كان هناك سلف مشترك للكابوريا

(سرطان البحر، السلطعون) البرية بجامايكا، توصلت من خلاله إلى أسلوبها الفريد في رعاية نسلها؟ وهل تطورت الحشرات الشبيهة بأغصان الشجر أو العصي السيارة **Walkingstick insects** من الحشرات الأخرى المعروفة بالعصي الطائرة **Flyingsticks** أو العكس؟ وكم من المرات حدث هذا التطور؟ كذلك كيف حصلت بعض أنواع البكتيريا على بوصلاتها المغناطيسية؟ وكم عدد المناسبات التي ضَمَّت فيها بعض أنواع الفطريات والطحالب جهودها من أجل الوصول إلى تعايش تكاملي مشترك (في هيئة الحزاز(١) **Lichen**)؟ وأين من سطح هذا الكوكب كَشفت دراسات التصنيف التطوري وتقييمه عن أنواع حية خفية وعن بقاع غاية في الأهمية، نظرًا لعلاقتها الوطيدة ببقاء تباين الكائنات الحية "**Biodiversity**" في العالم؟ وهل للتفكك المفترض للقارة الجنوبية العظمى (العملاقة) جوندوانالاند(٢) "**Gondwanaland**" علاقة ما بانتشار أنواع معينة من الطيور والحيوانات في النصف الجنوبي من الكرة الأرضية؟ متى وأين غزا الفيروس المسبب لمرض الإيدز الإنسان؟ وما جاء في البداية: البيضة أم الدجاجة؟

أعتزم توضيح نقاط القوة (وكذا بعض القيود) في البحوث البيولوجية التي تتناول موضوع التصنيف التطوري المقارن، وذلك بإلقاء الضوء على الدراسات التي منحتنا الإجابات العلمية عن تلك الأسئلة، وغيرها كثير، ويوجد في حقيقة الأمر عديد من الكتب والمراجع التي تتناول كيفية جمع البيانات في المعمل وتحليلها باستعمال الكمبيوتر بكل عمق وتفصيل، ولن يكون دوري هنا هو تكرار تفاصيل إجراءات التصنيف التطوري الجزيئي (رغم عرض خلفية تمهيدية عنها)،

---

(١) هو كائن حي يتكون نتيجة علاقة تكافلية بين بعض الفطريات والطحالب، ويظهر على هيئة بقع متقشرة أو أورام على جذوع الأشجار. أو الأرض العارية أو حواف بعض المستنقعات. [المترجم]

(٢) جوندوانالاند: القارة الجنوبية قديمًا والتي تكونت منها بعد ذلك كل من الهند وأستراليا والقارة القطبية الجنوبية وأمريكا الجنوبية وأفريقيا. [المترجم]

ولكني أنوي أن أقوم – باعتباري رجلا متخصصا في الطبيعة- بدور دليل في رحلة استكشافية بيولوجية، في عالم الطبيعة المدهش. كما يبدو من خلال منظار التصنيف التطوري الجزيئي، وسأوضح في كل من الـ67 موضوعًا المرتبة حسب مواضيعها في ستة فصول، الكيفية التي أتاحت بها التقديرات التصنيفية التطورية المبنية على أساس الحمض النووي، بناء خلفية تاريخية لتفسير علاقة محيرة جدًا، بين كائن ما وبيئته الكلية (إيكولوجيا)، أو عملية تطورية في كائنات ذات تركيب تشريحي أو أساليب حياة غير عادية، أو بعض المخلوقات ذات الأهمية الخاصة لمجال أو أكثر من المجالات البيولوجية؛ مثل كيفية اكتساب الكائنات خصائص سلوكية معينة نتيجة معيشتها في بيئة خاصة **Ethology**، وتاريخ طبيعي، وتوزيع جغرافي للكائنات، والحفاظ على البقاء **Conservation**، وكيمياء حيوية، ووظائف أعضاء، ونمط انتشار وتوزيع الأمراض، أو الطب.

وآمل من خلال تناولي الموضوع بأسلوب تقصي تاريخ الحالات، في أن أتيح للقارئ- سواء كان من هواة التأمل في الطبيعة، أو من الدارسين المحترفين لعلوم الأحياء- مقدمة ليست تعليمية فقط، بل ترفيهية في الوقت ذاته، تبين كيف ساعد تحليل التصنيف التطوري المقارن في حل بعض من أكثر ألغاز الطبيعة غموضًا وخداعًا، كذلك أهدف إلى الحث على الوصول إلى تقدير أعمق للنواحي الفكرية والجمالية المتعددة للعالم البيولوجي، ومع تنامي عدد المدركين لسبل الطبيعة وأهميتها، فلعل المجتمعات أيضا تتعلم كيف تقدر وتعتز بباقة الحياة المتنوعة، وتبذل مزيدًا من الجهد في سبيل المحافظة على ما تبقى؛ فإنها لمأساة حقًا أن تُدفع اليوم جموع غفيرة وأنواع بأكملها نحو الفناء بمعدلات قلما حدثت على مر التاريخ الطويل لكوكب الأرض، وذلك بسبب أفعال الإنسان.

إن القضاء الآن على أي خط من خطوط السلسلة الوراثية معناه فقدان الحكمة الوراثية إلى الأبد، تلك الحكمة التي تم صقلها عبر رحلة ملحمية دامت

على مدى حوالي أربعة بلايين سنة. ومما تحمله الحياة من مفارقات تبدو هشة ورقيقة، ومع ذلك فهي غاية في التماسك، ويقف الاندثار مهددًا دائمًا للحياة، ومتى تحقق فلا وسيلة للرجعة فيه، ويكفي وجود الأنواع والسلالات الموجودة حاليًّا، لِيقف دليلاً على مدى صمودها ومواءمتها لما لا حصر له من التحديات المتغيرة للبيئة عبر مختلف العصور الجيولوجية، وإثباتًا لقدرتها على البقاء، ومن ثم تستحق منا، بكل تأكيد، كل تقدير وإعجاب.

شكر

لقد قدم كل من دوج فوتيما Doug Futuyma، ودافيد هيليز David Hillis، وكيرك جينسن Kirk Jensen، وجوديس مانك Judith Mank، وأكسيل ماير Axel Meyer، ودافيد ريزنيك David Reznick، وديئيت والكر DeEtte alker، وجون وير John Ware، وغيرهم كثيرون من المراجعين الذين لا أعرفهم، ملاحظات قيمة في مواقع مختلفة من النص، وأتقدم بالعرفان الخاص لـ"ترودي نيكولسون" Trudy Nicholson لإعدادها الصور الجميلة للنباتات والحيوانات التي شرف بها هذا الكتاب.

الفصل الأول

مقدمة:

رتب الناس مختلف أشكال الحياة في مجموعات واضحة المعالم منذ زمن بعيد وقبل وعيهم بمفاهيم التطور البيولوجي، ولا شك أن أول ما قيل في هذا الشأن جاء على لسان الإنسان البدائي الذي أطلق الأسماء للدلالة على أنواع محددة من النباتات والحيوانات ذات الأهمية الخاصة له في حياته اليومية، كذلك قام المفكرون من أصحاب النظريات والمختصون في العلوم البيولوجية بوضع تصنيفاتهم أيضًا؛ فعلى سبيل المثال، قام الفيلسوف اليوناني أرسطو في القرن الثالث قبل الميلاد، بوضع الأنواع الحية في مجموعات بناءً على الهيئات الظاهرية (المُورفولوجية) (مثل ذوات الأجنحة في مقابل اللامجنحات، وذوات الرجلين في مقابل ذوات الأربع)، التي افترض وجودها وثباتها منذ بدء الخليقة، وبعد حوالي عشرين قرنًا من الزمان، جاء عالم النبات السويدي كارولوس لينيوس **Carolus Linnaeus**، المعروف بأبي التصنيف الحيوي، فرتب الكائنات الحية ووضعها في مجموعات محددة (مثل الأجناس **Genera**، ضمن عائلات **Families**، ضمن رتب **Orders**، ضمن فصائل **Classes**). جدير بالذكر أنه فعل ذلك في الوقت الذي لم يكن متاحًا له فيه أدنى إشارة إلى احتمال وجود نسب تطوري كامن خلف تلك التشابهات المظهرية، وأنه ممتد عبر التسلسل الهرمي للأحياء.

واستغرق الأمر زمنًا طويلاً حتى بدأ العلماء أخيرًا في إدراك أن الحياة تتطور، وأن الانحدار التاريخي من سلف قديم مشترك هو المسئول عن كثير من أوجه التشابه في الأشكال الظاهرية والصفات التشريحية بين مختلف الأنواع الحية والأحفورات، وكثيرًا ما تعزى بداية ظهور هذا المفهوم خطأً إلى تشارلز داروين.

ففي حقيقة الأمر، كان هناك كثير من العلماء ممن سبقوه في نهاية القرن الثامن عشر وبداية القرن التاسع عشر، بمن فيهم جين بابتيست لامارك Jean-Baptiste Lamarck، وكومت دي بوفون Comte de Buffon؛ وكذا جد تشارلز داروين نفسه، إيراسموس داروين Erasmus Darwin، ممن كان لديهم درجة عالية من الوعي بحقيقة تسلسل التطور، وإن كان بصورة مختلفة، وأما الإضافة الحقيقية لداروين فكانت في استنتاجه أن "الانتقاء الطبيعي" Natural selection هو المحرك الأساسي لجزئية التطور المعتمدة على القدرة على التكيف والمواءمة (ويعد هذا بحق، أعظم الإنجازات في تاريخ العلم). خلاصة القول، إنه قام بعض المختصين قبل "داروين" بتبني التفسير التقليدي لتصنيف الأحياء في شكل مجموعات؛ مثل أعشاش الطيور على فروع الأشجار، على اعتبار أن ذلك يعكس الشكل المنطقي لشجرة التطور بفروعها المليئة بالأعشاش.

مفهوم التصنيف الأحيائي التطوري "Phylogeny"

على الرغم من وجود عدد من القوانين العامة للتطور، فإن إحدى الحقائق غير القابلة للجدل، هي أن لكل كائن حي موجود اليوم أصلاً واحدا على الأقل (أبا أو أمًّا)، والذي له بدوره أصل آخر أو اثنان (يتوقف أمر الأبوة الأحادية أو الثنائية على أسلوب التكاثر، فإما غير جنسي Asexual وإما جنسي Sexual)، ويسترسل الأمر على هذا المنوال عبر الأزمنة السحيقة، ولعل المثل الافتراضي التالي يساعد في توضيح مسألة العلاقة الزمنية المدهشة للسلاسل الوراثية الممتدة.

تصور نفسك اليوم حاملاً لعصا جينية (مثل العصا التي يحملها الرياضيون ويسلمونها إلى بعضهم في سباق التتابع في الجري)، وصلت إليك عبر فريق متتابع متواصل يتكون من خط أسلافك المباشرين عبر الـ ٢٠٠,٠٠٠ سنة الماضية

(حوالي عشرة آلاف جيل)، ويبدأ منذ بداية ظهور المخلوقات المماثلة للإنسان العاقل الحالي "Homo Sapiens" على مسرح التطور. فإذا افترضنا أن كل جيل من أسلافك قد قطع بالعصا مسافة حوالي نصف كيلو متر، فهذا معناه أن فريق تتابع عائلتك قد نقل العصا أثناء مشواره عبر البلاد، مسافة تقارب المسافة من لوس أنجلوس إلى نيويورك في أمريكا (أو عشرة أمثال المسافة من القاهرة إلى أسوان).

ولعله من المعروف أن خط سلسلة الذرية الأولى للبشرية قد انفصل عن خط سلسلة الذرية الأولية للشامبنزي منذ حوالي خمسة إلى سبعة ملايين سنة، وبذلك يكون فريق تتابع أسلافك قد قطع خلال هذا الزمن الجيولوجي الممتد، مسافة تقترب من ثلاثة أضعاف محيط الكرة الأرضية، أو ما يماثل ثلث المسافة من الأرض إلى القمر، ولو كان سباق ماراثون التطور هذا قد رُوقب على مدى ٤٠ مليون سنة، أي منذ بداية ظهور الحيوانات الرئيسة Anthropoid Primates الشبيهة بالإنسان، لكان هناك ما لا يقل عن مليوني جيل ممن جاءوا ومضوا (يفوق العدد الفعلي هذا التقدير، نظرا لقصر مدة جيل القردة عنه في الإنسان)، بذلك تكون عصاتك الوراثية قد قطعت مسافة ما يقرب من المليون كيلو متر، ويجوز، حسب رؤية داوكنز ٢٠٠٤ Dawkins، مد هذا المنطق حتى يصل في النهاية إلى منشأ الحياة على سطح الأرض منذ حوالي أربعة بلايين سنة، ولو افترضنا- أثناء هذا النسل الممتد للعائلة- سقوط العصا الوراثية (أي فشلت في التناسل) ولو مرة واحدة عبر هذا الماراثون الأوليمبي، لما كان لك وجود الآن. يجب الأخذ في الاعتبار أن المقولة نفسها تنطبق على جميع المخلوقات الحية، فما أي كائن منها إلا تجسيد لإرثه الوراثي الممتد في حقيقة الأمر بلا انقطاع على مدى العصور السالفة، وعبر سلسلة متصلة من التناسل المصاحب بتعديل في الجينات، مرورا بأجيال كثيرة مجهولة.

يجب التنويه إلى أن لفظ "فـــايلوجيني" Phylogeny (التــصنيف الأحيـــائي التطوري)، لفظ مركب ومشتق من الأصل اليوناني فايـــل "Phyl" بمعنـــى قبيلـــة، أو نوع، وجيني "Geny" بمعنى أصل أو منشأ، والمقصود به عرض لمسيرة الحياة حسب تسلسلها الزمني، بمعنى استعراض موسع للروابط الوراثيـــة بـــين الـــسلف والنسل المنحدر منه؛ لذلك يمكن تعريف مصطلح "فايلوجيني" بصفة عامة، على أنه تاريخ الحياة من منظور التطور التاريخي للجينات، وتطبيق ذلك على أي أو كـــل من المستويات أو المراحل الرئيسية، التي قد تتراوح بين فحص الكائنـــات لـــصيقة النسب، سواء كانت من بين عناصر داخل أو ضمن أنواع معينـــة، وبـــين أنـــواع مختلفة، لكنها وثيقة الصلة ببعضها البعض، أو امتدادًا إلى الروابط القديمـــة بـــين كائنات بعيدة الصلة ممن اشتركت آخر مرة في أصول واحدة منذ مئات الملايـــين من السنين.

ولقد دأب العلماء خلال المائة سنة التالية لداروين علـــى تقـــدير التـــصنيف التطوري للأحياء لصنف من الأصناف Taxa، من خلال مقارنة أشكال الخصائص الظاهرية Phenotypes المرئية، مثـــل الخـــصائص التـــشريحية أو الفـــسيولوجية (وظائف الأعضاء) أو السلوكية، مما مكن العلماء من مجرد افتراض كونه معبـــرًا عن علاقات جينية دقيقة، فإذا حدث وتشابهـــت بعض الأنواع في سمـــة ظاهريـــة أو طابع ظاهري معين، فيجري افتراض حدوث ذلك بسبب اشتراكهم فـــي أصـــل الـــسلف.

ولم يكن هذا التفسير صوابا على طول الخط، حيث إن بعض تلك الـــسمات المتشابهة، إنما ظهرت عن طريق تطور متقارب "Convergent evolution" نتيجة تعرض بعض الأنواع لظروف وأحداث بيئية متشابهة وتكيفها معها، بـــالرغم مـــن عدم وجود صلة قرابة جينية لصيقة لتلك الكائنات؛ فعلـــى ســـبيل المثـــال نـــشأت الأجنحة بصورة مستقلة في كل من الحشرات والطيور والثدييات، بالإضـــافة إلـــى

بعض المجموعات الأخرى كالزواحف المجنحة التي ظهرت في العصر الميزوزويك Mesozoic era (منذ أكثر من ٢٠٠ مليون سنة واستمر لأكثر من ١٥٠ مليون سنة)، وعلى ذلك، وضمن مجموعة الفقاريات (الحيوانات ذات العمود الفقري) الحالية وحدها، فقد طور بعضها قدرته على الطيران باستعمال الأجنحة مرة واحدة على الأقل في حالة الطيور، وحدث الشيء نفسه مرة أخرى في حالة الخفافيش باستقلال تام عن الطيور، ولا تتضح هذه الحقيقة تمامًا إلا بعد أخذ عناصر أخرى في الحسبان (مثل الريش والفراء والحمل)؛ ورغم أن بعض حالات التطور تتميز بالوضوح الشديد، فإن التحدي الحقيقي في المواقف المعقدة يكمن في التفرقة بين حالات تشابه الشكل الظاهري المدعوم بمؤشرات قوية للتصنيف التطوري الجيني، وبين بعض الحالات التي تتمخض فقط عن مؤشرات مشوشة للتصنيف الأحيائي التطوري Homoplasy (كما يحدث عند مقارنة أعضاء متشابهة، ولكن نشأت بصورة مستقلة في كائنات مختلفة).

بعد إدخال التقنيات المختلفة لدراسة الجزيئات منذ حوالي ٤٠ عامًا، حصل العلماء بذلك على أدوات قوية لدراسة الجينات وتقدير أشجار التصنيف التطوري لأي من الكائنات الحية، ودراسة مدى تواصلها عند أي بعد من أبعاد أعماق التاريخ التطوري المستديم، ولقد أصبحت دراسة هذه الآفاق الأساسية ممكنة بسبب تفاوت سرعة تطور بعض متتاليات (سلاسل) الحمض النووي، فقد تطور بعضها بمعدل سريع في حين تميز غيرها بالبطء الشديد أو الاعتدال؛ ذلك لأن المتتاليات سريعة التطور تفيد فائدة كبرى في تقدير التصنيف التطوري في غضون الزمن التطوري الضحل (أي الكائنات التي اشتركت وانحدرت من أصول واحدة منذ بضعة قليلة من آلاف أو ملايين السنين)، هذا في الوقت الذي تكمن فيه الأهمية الخاصة للمتتاليات سريعة التطور في استعمالها كأداة لتقدير مدى انتساب السلف والتصنيف التطوري عبر أغوار أكثر عمقًا في إطار الزمن التطوري.

جدير بالذكر أن عددا قليلا فقط من أنماط تسلسل جزيئات الحمض النووي يبدو فيها التماثل واضحا دون تشويش، ولكن مع الأخذ في الحسبان ما يجري في الدراسات الحالية من فحص مئات أو آلاف أو بضعة ملايين من الخصائص الجزيئية في كل دراسة منها بشكل روتيني، فإن الخبرة التجريبية تشير إلى أنها في مجملها تعطي دلالة قوية على نمط التصنيف التطوري.

في عام ١٩٧٣ لخص تيودوسياس دوبزانسكي **Theodosius Dobzhansky**، اختصاصي الوراثة والتطور، الحقيقة البيولوجية الجوهرية في جملة مقتضبة ولكنها صادقة حتى النخاع، حيث يقول: "لا معنى لأي شيء في علم الأحياء إلا في ضوء التطور". يستتبع ذلك، وبالقدر نفسه من المصداقية، أن الكثير من مسألة التطور يكتسب مزيدا من العقلانية في ضوء التصنيف الأحيائي التطوري (فايلوجيني).

تجدر الإشارة إلى أن الوحدات البيولوجية تختلف عن الوحدات غير العضوية (مثل جزيئات الغاز أو الأحجار)، التي يمكنها التحرك بحرية في أي اتجاه وبأي سرعة تحت تأثير مختلف القوى الخارجية. أما في الكائنات الحية فإن طبيعة تركيب الجينات ذات التاريخ المبهم، هي التي توجه وتحدد المسارات التطورية المحدودة التي يمكن تخيلها لكل نوع من الأحياء. فما كل الأنواع الموجودة في النهاية إلا تجسيد لنسب عريق ممتد، وإنما تحدد حاضره بناءً على تاريخ جيناته فائق الحساسية، وهو الذي سيحدد أفق تطور ذلك النوع في المستقبل. نعم، قد تحلم الغوريلا بالطيران، ولكن أجسامها الثقيلة الموروثة عن أجدادها من الحيوانات الرئيسة **Primates** ستحول دون إمكانية طيرانها الذاتي من منظور احتمالات تطورها المستقبلي.

نماذج التصنيف الأحيائي التطوري

توجد نماذج كثيرة للمعاونة على الإلمام بفكرة التصنيف الأحيائي التطوري؛ فقد شاع في السابق استعمال نموذج السلم المتدرج (رغم عدم صحته) لتصوير مسألة

التطور؛ حيث تحتل درجات السلم أشكالاً متتابعة من ألوان الحياة، حيث يفترض أنها ارتقت إلى أعلى ثم أعلى نحو الكمال الحيوي، فاحتلت الميكروبات الدنيا الدرجات السفلى، وبالطبع احتل الإنسان العاقل "Homo Sapiens" قمة الدرجات، وهناك نموذج آخر أصدق في التعبير؛ حيث يصور سلسلة الأنساب، باعتبارها خيوطًا (أو خطوطًا) جينية تمتد في الماضي السحيق عبر العصور، ويتشكل منها نسيج الحياة من خلال الانتقاء الطبيعي، بالإضافة إلى قوى التطور الأخرى؛ مثل حدوث الطفرات، وإعادة التحام أجزاء الحمض النووي أثناء مراحل انقسام الخلايا "Recombination" أو عن طريق الصدفة، وعلى كل الأحوال، تبقى الحقيقة الحتمية قائمة- كما سبق ذكره- حيث يمتد نسب كل سلالة موجودة اليوم إلى أجيال من بعد أجيال سابقة في عملية متصلة تمتد عبر عدة ملايين من السنين إلى حيث بدأت الحياة على الأرض، جدير بالذكر أنه لم يبق على قيد الوجود إلا جزء ضئيل جدًا من تلك السلالات، في حين كان الفناء والاندثار من نصيب كل السلالات الأخرى، وبكل ما في حرفية الكلمات من صدق، فقد نجت السلالات المحظوظة بعد خوضها رحلة من الملاحم التطورية؛ لأنها إنما تعلقت بمجرد خيط رفيع.

ولقد أبدع بحق عالم الحفريات البارز جورج جايلورد سيمبسون George Gaylord Simpsom في عام ١٩٤٥ حين قال: "إن التيار الوراثي يصنع التصنيف التطوري، بمعنى أنه هو التصنيف التطوري ذاته، ومن شأن التحليل الكامل للجينات أن يقدم البيانات التي لا تقدر بثمن لرسم خارطة تفصيلية لهذا التيار".

جاءت تلك المقولة بكل ما فيها من نفاذ البصيرة، قبل عصر بحوث الجزيئيات وقبل وجود التحليل الكيميائي المباشر للحمض النووي (وقطعًا قبل حتى التأكد التام من أن الحمض النووي هو في حد ذاته مادة الحياة الوراثية)، وبالرغم من قيام سيمبسون، كغيره من علماء الأحياء في عصره، بتقدير التصنيفات الأحيائية التطورية وذلك بمقارنة الصفات التشريحية والشكلية بين الأنواع الحية وبين الأحفورات، فإنه أدرك أن التشابه الظاهري في الأشكال ما هو في حقيقة

الأمر إلا ممثل (قد يكون ضعيفاً في بعض الأحيان) لتوثيق تقارب النسب بين الكائنات محل الدراسة، وأن المسألة ستحتاج في نهاية الأمر إلى التحليل المباشر للجينات. أما اليوم فقد أصبح باستطاعة العلماء فصل الحمض النووي من الكائنات الحية ومقارنة تتابعاته (وأحياناً يتم ذلك في عينات من بعض الأحفورات جيدة الحفظ)، ثم إعادة بناء التصنيفات التطورية من واقع تلك البيانات الجينية الجزيئيةَ، وبذلك أصبح من الممكن القيام باستكشاف أكمل لكل من الرافد، والفروع المتعددة المكونة لتجمعات مياه نهر الحياة التطوري.

وعلى أية حال، لم تكن نماذج السلالم أو الخيوط أو تجمعات المياه (البرك) هي السائدة منذ منتصف القرن التاسع عشر لتمثيل مسارات التطور، بل ساد نموذج التصنيف الشجري (انظر الصندوق ١-١ والشكل ١-١).

يمثل الحمض النووي في هذا المنظور العصارة الوراثية التي تدفقت في الجذور والجذوع والفروع الضاربة في القدم، ومنها إلى أحدث الغصينات في مختلف أقسام شجرة الحياة.

يتميز التشبيه بالشجرة بكفاءة عالية (بالرغم من وجود بعض نقط عدم الكمال)، فكما يمكن تتبع الغصينات والأطراف في شجرة الحياة خلفاً، إلى فروع أقدم، كذلك أيضا يمكن تتبع الأنواع الحية وأسلافها عبر أنظمة متشعبة إلى نقاط (عقد Nodes) تفرع قديمة وأقدم، وكما تميل الفروع في الشجرة النباتية إلى التفرع الثنائي (بدلاً من التفرع المتعدد)، فإن غالبية نقط التمييز في شجرة التطور ثنائية التفرع، وكما تتولى الشجرة الحقيقية مسألة النماء الجديد، أساساً، من أطرافها النامية ومن البراعم، فإن التنوع الحيوي (البيولوجي)- عند أي نقطة من تاريخ التطور- ينطلق وينتشر فقط من الأنواع الموجودة بالفعل آنذاك.

صندوق ١ـ ١ تعريفات أساسية متعلقة بأشجار التصنيف التطوري

انظر الشكل ١-١ للأمثلة، وانظر أيضا صندوق A1 في الملحق، والمسرد للمزيد من المفردات والمفاهيم المتعلقة بالموضوع.

a – شجرة تصنيف تطوري أحيائي Phylogeny – Phylogenetic Tree: رسم تمثيلي لتاريخ تطور الجينات.

b– شبكة تصنيف تطوري أحيائي Phylogenetic Network: تصنيف أحيائي تطوري بلا جذور (مثل الرسم التوضيحي ١ في الصورة ١-١).

c– جذر Root: الفرع الأوليُّ جدًا (ويسبق تاريخيًا أول العقد) في شجرة تصنيف أحيائي تطوري (يتمثل في الخط السميك على اليسار في الرسم التوضيحي رقم ٢، ٣ في الصورة رقم ١-١).

d – فرع Branch: خط (مسار) انحدار السلف الممتد بين العُقد في شجرة التصنيف التطوري.

e – عقدة داخلية Interior node: نقطة تفرع داخل شجرة التصنيف التطوري، أي نقطة داخلية تمثل السلف، ومنها ينشأ فرعان أو أكثر، أو من المنظور الحالي، نقطة سلفية تلتقي عندها مسارات أي مجموعة معينة من الكائنات الموجودة، ويشار إلى العقد الداخلية في الصورة ١-١ بنقط سوداء ويشار إليها بالحروف من g-k، ويمكن تصور العقد الداخلية في أي شبكة تصنيف تطوري أحيائي كمفصل مكون من كرة وتجويف، بحيث يمكن لما حولها من فروع أن تدور بحرية، دون أن يكون لذلك تأثير مادي على بنية الشبكة؛ بناءً على ذلك، فليس هناك معنى معين لمقدار الزوايا بين الفروع، وبالمثل فيمكن تحريك الفروع بشكل دائري حول العقد الداخلية في شجرة التصنيف التطوري ولكن فقط على المستوى الرأسي.

f- عقدة خارجية Exterior node: طرف خارجي على شجرة أو شبكة التصنيف التطوري، وتمثل عادة الأنواع الموجودة (ويشار إليها بالحروف من A-F في الرسوم التوضيحية في الصورة ١-١).

g- وحدات التصنيف العاملة Operational taxonomic Units: الوحدات البيولوجية (مثل متتاليات الحمض النووي "DNA"، والأفراد، والمجموعات، والأنواع، أو المراتب العليا) محللة وممثلة في شجرة تصنيف تطوري معينة (ممثلة بالحروف A-F في الصورة ١-١).

h- أناجينيسيس Anagenesis: تغيير جيني مع الزمن داخل أحد (مسارات) خطوط التسلسلات (على أحد فروع شجرة التصنيف التطوري).

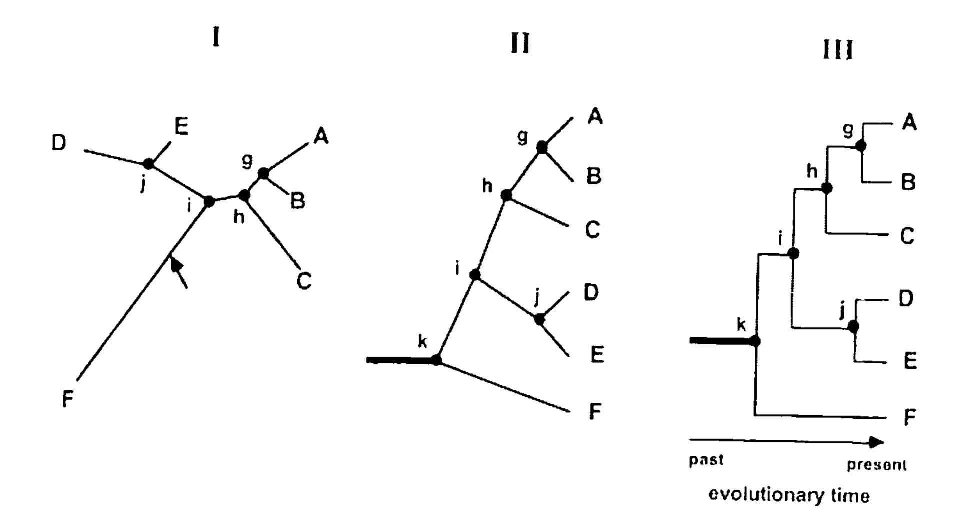
i - كلادوجينيسيس Cladogenesis: الانقسام الثنائي لأحد الفروع في شجرة التصنيف التطوري (من الطبيعي أن تتساوى مع التميز أو نشوء أصناف جديدة Speciation).

j- كلادوجرام Cladogram: تمثيل لعلاقات تفرع التطور، أي بنية نظام التفرع في شجرة تصنيف تطوري (وهي لا تعني شيئًا فيما يتعلق بأطوال فروعها).

k - فايلوجرام Phylogram: تمثيل لشجرة تطور تضم بيانات عن أطوال الفروع إضافة إلى علاقات التفرع Cladistic relationships.

l - فينوجرام Phenogram: تمثيل يلخص العلاقات الظاهرية العامة Phenetic ضمن مجموعة من الكائنات (وليس بالضرورة العلاقات التطورية).

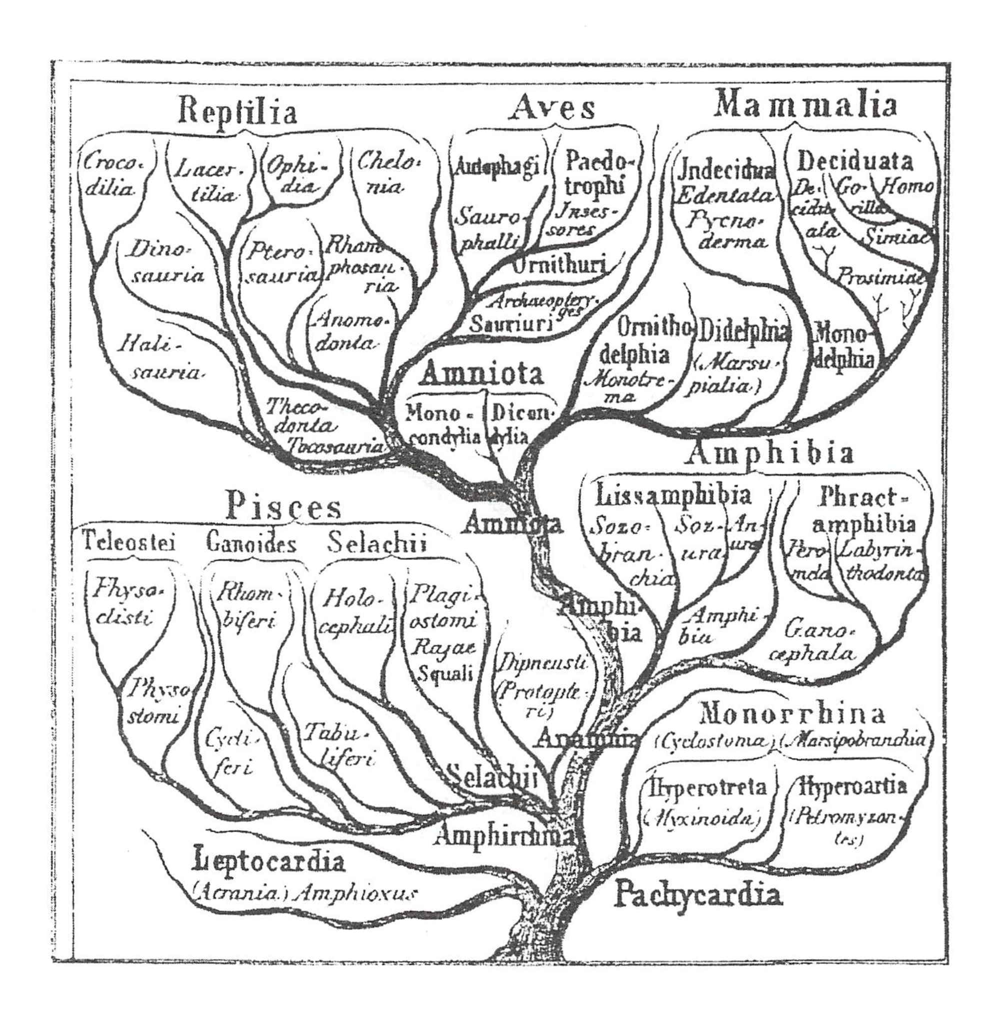
m - شجرة الجينات (Gene Tree): رسم توضيحي يمثل التاريخ التطوري لمكان أو موضع معين من أحد الجينات (هذا في مقابل التصنيف التطوري الجيني المركب للكائن ككل، والذي لا تمثل فيه شجرة الجينات إلا جزءًا بسيطًا).



شكل ١ـ١

أشجار التصنيف التطورى: تمثل الأشكال من ١ إلى ٣ بدائل متكافئة لتمثيل العلاقات التطورية بين ستة أنواع موجودة (A-F). يمثل الشكل ١، شجرة بلا جذور (شبكة تصنيف تطوري)، في حين يرد تمثيل الجذور في الشجرات في الشكلين ٢، ٣ (في المكان نفسه الذي يشير إليه السهم في الشكل ١، انظر الصندوق رقم ١-١ لمزيد من التعريفات والأوصاف).

وتتمثل إحدى نقاط قصور التشبيه الشجري في أن للأشجار الحقيقية جـذعا ضخمًا تليه فروع وأغصان تصغر تباعًا كلما زاد البعد عن الجذع، أما القنـوات الوراثية في أشجار التصنيف التطوري، فليس لها ميول محددة حتى يصغر قطرها (أو يكبر) عبر الزمن التطوري، إضافة إلى ذلك ففي شجرة التـصنيف التطـوري الأحيائي، يتكون ناتج الانقسام عند كل عقدة من أنواع بيولوجيـة معينـة، ولـيس مجموعات مركبة لأنواع مستقلة؛ فعلى سبيل المثال لم تنشأ الطيور من مجموعـة الزواحف برمتها، ولكن البعض القليل من أنواع الزواحف المتقاربة، في العـصر الميزوزويكي، أدت إلى نماذج أولية من أنواع الطيور، ومنها انحـدر فـي نهايـة الأمر كل الطيور الأخرى؛ لهذا السبب فإن كل صور أشجار التصنيف التطـوري الممثلة في هذا الكتاب سيجري رسمها على شكل عصي ذات سمك متساوٍ إلى حد كبير، إضافة إلى ذلك ولتسهيل وضع العلامات فقد روعي في رسم معظم أشـجار التصنيف التطوري الممثلة هنا استخدام زوايا مقدارها ٩٠ درجة (زوايـا قائمـة)، نسبة إلى شجرة حقيقية قائمة، بحيث تمثل الأطراف اليمنى من كل شـكل، الـزمن الحالي، وما يتبع ذلك من عقد متتالية على اليسار فيمثـل الأزمنـة القديمـة مـن الماضي التطوري.



شكل ١ ـ ٢

أحد أمثلة شجرة تطورية من كتاب "هيكل" "الشكل العام للكائنات" ١٨٦٦.

أورد تشارلز داروين رسما توضيحيًا واحدا في تحفته الرائعة: "أصل الأنواع" في عام ١٨٥٩، وكان عبارة عن شجرة تصنيف أحيائي تطوري (رغم عدم جاذبيتها)، وعلى أية حال فقد قام إرنست هيكل **Ernst Haeckel** (الفيلسوف الألماني وعالم التطور الحيوي) بإضافة الكثير من أجل تنقيح الصور المصغرة لنموذج الشجرة من خلال الأيقونات المتشعبة الرائعة التي ضمنها في كتابه "الشكل العام للكائنات **Generelle Morphologie der Organismen**" في عام ١٨٦٦، والموضحة إحداها في الصورة ١-٢.

لقد رسم "هيكل" أشجاره كنماذج حرفية للشجر بما في ذلك اللحاء والفروع المعقدة الملتوية، يلاحظ وجود نقطة ضعف خطيرة (ناهيك عن مسألة عرض الفروع المذكورة عاليه) في تشبيهات "هيكل"، ألا وهي أن الصور تنقل الانطباع بأن بعض الأنواع الحية (كالطيور والثدييات) تحتل مرتبة أعلى من غيرها (مثل الأسماك والبرمائيات) في شجرة الحياة، هذا على الرغم من أن كل تسلسل الأنساب الذي أدى إلى أشكال الحياة الموجودة الآن قد أبقى في حقيقة الأمر على أسلاف جينية (مورثات) متواصلة، يرجع تاريخها في الأصل إلى نشأة الحياة، وعلى ذلك فإذا اتخذ الارتفاع عن سطح الأرض في أشجار "هيكل"، ممثلاً عن مدة الوجود التطوري، فستكون الاستنتاجات خاطئة؛ حيث إنه بتطبيق هذا العنصر فإن كل أطراف الفروع الموجودة الآن هي في حقيقتها متساوية الارتفاع، وهذا سبب آخر لتمثيل معظم أشجار التصنيف التطوري في هذا الكتاب بأطراف أفرع منضبطة ومتساوية من جهة اليمين.

لا شك في إمكانية الارتقاء بمفاهيمنا العلمية عن علم الأحياء بالرجوع إلى نماذج راسخة الجذور لأشجار التصنيف التطوري؛ فعلى سبيل المثال يكمن التحدي الأساسي في علم التصنيف في وصف الأجزاء المختلفة من شجرة الحياة؛ أي في إعادة بناء الترتيب الزمني للانقسامات **Speciation events** (الأحداث التميزية)، وقياس طول الأفرع (مقدار تغيير الجينات في كل فرع عبر الزمن)، وكذا تقدير

عدد البراعم (أنواع بعينها وتجمعات حيوية) الموجودة حاليًا، التي منها قد ينبثق أي نمو في المستقبل.

يذكر أن من الأهداف الأولية لعلوم "الحفاظ على البيئة" **Conservation Sciences**، دعم البقاء على قيد الحياة ودعم القدرات الكامنة لتشعب قمم الأطراف الخارجية في شجرة الحياة، وهذه مهمة جسيمة؛ لأن نمو المجتمع البشري وازدهاره لهما تأثيرهما المباشر وغير المباشر على البيئة، ويهددان بتقليم، إن لم يكن بتجريد الأشجار من ردائها الزخرفي الثري، وعلى المجتمعات أن تجد وسائل أفضل للتعرف على الأغصان النشطة الموجودة وتحديدها وحمايتها، وهي أكثرها رقة وحساسية، حتى لا يتسبب الجنس البشري- ونحن في أحدث لحظة من الزمن الجيولوجي- في إبادة ما أنبتته الطبيعة وواظبت بكل اجتهاد على انتشاره عبر العصور.

وأخيرًا يكمن تحدٍّ أساسي في علوم الإيكولوجيا **Ecology**، والإحاثة **Paleontology** (علم المستحاثات والأحفورات)، وعلم دراسة سلوك الحيوان **Ethology**، والتاريخ الطبيعي وعلم الأحياء التطوري **Evolutionary Biology**، في فهم الأصول التاريخية للأنواع وتنوع الأنماط الظاهرية **Diverse Phenotypes**. وكما أشهد وأقر من خلال هذا الكتاب، فكل هذه المهام يتطلب درجة عالية من الوعي والتقدير للتصنيف التطوري الأحيائي.

التقييم الجزيئي للتصنيف التطوري الأحيائي

في عام ١٩٦٣ سجل إيمانويل مارجولياش **Emanuel Margoliash**، وهو أحد علماء الكيمياء الحيوية من شيكاغو، اكتشافًا ثبت بعد ذلك أنه كان بمثابة خطوة كبرى للأمام فيما يتعلق بمفاهيم التصنيف التطوري؛ فقد قام بتجميع وتحليل المعلومات الواردة في البحوث السابق نشرها عن البروتين المعروف باسم

سايتوكروم سي (Cytochrome C)، وهو بروتين ذو علاقة بالاستهلاك الحيوي (الأيض) للطاقة داخل الخلايا.، وهو عبارة عن سلسلة مركبة من عدد ١٠٤ من الأحماض الأمينية المتتابعة (وحدات بناء البروتينات)، وقد توصل مارجولياش إلى وجود اختلاف- بدرجة ما أو بأخرى- في تركيب هذه الجزيئات، على حسب مصدرها، فيختلف التركيب في الإنسان عنه في الخنزير أو الحصان أو الأرنب أو الدجاج أو سمك التونة أو خلايا الخميرة، وعلى سبيل المثال اختلف موقع ثلاثة أحماض أمينية على الخيط الجزيئي للسايتوكروم سي الخاص بالحصان عنه في الخنزير، واختلف في ١٩ موقعًا عن ذاك الخاص بسمك التونة، أما ذاك الخاص بالحصان فقد اختلف في ٤٤ موقعًا عند مقارنته بالجزيئي الخاص بخلايا الخميرة.

تعكس هذه الاختلافات في ترتيب الأحماض الأمينية وتسلسلها، تراكم طفرات التطور في جزيئات الحمض النووي "الدنا" DNA (أي الجينات) المسئولة عن الاحتفاظ بالشفرة الخاصة بتصنيع "السايتوكروم سي" وانتقالها، وقد استنتج مارجولياش: (يتمشى قدر الاختلاف في تركيب "السايتوكروم سي" مع ما هو معلوم عن علاقات التصنيف التطوري للأنواع، فلا يبدو إلا قليل من الفروق بين الأنواع المتقاربة نسبيًا.. وأما الأنواع المتباعدة من حيث التصنيف التطوري الأحيائي فيظهر فيها مدى أوسع من الاختلافات).

ولا يوجد ما يثير الدهشة- من منظور التصيف التطوري- فيما يتعلق بـ"السايتوكروم سي"، فما هو في النهاية إلا واحد من بضعة آلاف من بروتينات الخلية، ولكل منها جين (مورثه) فاعل مسئول عن حمل شفرته، ومختلف عن غيره. أما الجينات نفسها فتتشكل من خيوط طويلة مكونة في الأساس من أربعة أنواع من وحدات البناء الجزيئية الأولية، ألا وهي النيوكليوتيدات **Nucleotides** وهي معروفة باسم أدينين **Adenine**، ثايمين **Thymine**، سايتوزين **Cytosine** وجوانين **Guanine**، وفي مجملها لا تقوم فقط بتشكيل شفرة الدنا لتركيب

البروتينات وترتيب تسلسل الأحماض الأمينية بها، بل تشكل الأحماض الأمينية أيضا أجزاء كثيرة من الـ"دنا" لا علاقة لها بعملية التشفير.

ولعله من المدهش حقًا النظر إلى الطول الإجمالي لخيوط النيوكليوتيدات؛ حيث تتكون مثلاً كل نسخة من الجينوم البشري (مجموعة كاملة من الحمض النووي الموجود في كل خلية من خلايانا) من أكثر من ثلاثة بلايين زوج من النيوكليوتيدات، مقترنة ببعضها البعض ومصفوفة في شرائط (خيوط)، يلتف كل شريطين حول بعضهما البعض مما يضفي على الحمض النووي شكله الحلزوني المزدوج.

هذا وتتشابه أحجام الأحماض النووية- بصفة تقريبية- بين معظم الفقاريات، أما تلك الخاصة بمختلف أنواع الحيوانات اللافقارية والطحالب والنباتات فتتراوح أطوالها ما بين ١٠ ملايين وأكثر من ٢٠٠ بليون زوج من النيوكليوتيدات.

أعطت نتائج مارجولياش واحدة من أولى الإشارات الواضحة على أن نسق تسلسل الحمض النووي في عينة من جينومات الكائنات يتغير تدريجيًا، ويتراكم هذا التغيير الجزيئي المحدد أثناء مسار رحلة التطور، وأن "مقدار الاختلاف عن التركيب الأولي قد يعطي مؤشرات تقريبية عن الزمن المنقضي منذ بداية حدوث التباعد في خطوط التطور المؤدية في النهاية إلى أي نوعين مختلفين".

وقد أصبحنا نعلم الآن أن جزيئات الحمض النووي (ومن ثم طبيعة جزيئات البروتينات ونوعها التي يحمل شفرتها الحمض النووى) عادة ما تتطور أثناء مرورها عبر عدد كبير من الأجيال المتعاقبة، ويتم التغيير بشكل مشابه لما يحدث مع ساعات التنبيه (المنبهات)، وعلى الرغم من كون الساعات الجزيئية أبعد ما تكون عن كونها منضبطة ومحددة آليًا، فإنها تميل إلى تشكيل إشارات بمعدلات مختلفة؛ استنادا إلى نوع خط السلالة، وإلى ترتيب الحمض النووي المعين الجاري

دراسته (انظر الصندوق ١-٢)، وبذلك فبإمكانها إعطاء معلومات قيمة عن التاريخ الزمني للعُقَد في أشجار التطور.

نجد في المقابل أن بعض أساليب التقدير الزمني لبعض أشجار التصنيف التطوري لا تعتمد على نموذج الساعة (انظر الملحق)، وعلى سبيل المثال يمكن أحيانًا تحديد موقع التفرع في أشجار التطور، حتى في غيبة تحديد زمن تطوري دقيق وربطه بعقد داخلية معينة، وذلك بتقدير سلسلة الأحداث التطورية اللازمة لإحداث تحور لتغيير الحمض النووي من شكل ما إلى آخر.

وخلاصة القول، فإنه عندما يقوم الباحثون بأخذ عينات، ومقارنة مقاطع طويلة من ملفات الكائن الجينية، فبإمكانهم استنتاج كيفية ارتباط مختلف الأنواع بعضها ببعض؛ سواء أثناء ماضيهم التطوري القريب أو البعيد.

صندوق ١ ـ ٢: تتابعات الحمض النووي للتصنيف التطوري

توظف أنواع كثيرة من متتابعات (تسلسلات) الحمض النووي؛ من أجل تحديد التصنيف التطوري الأحيائي للكائنات، ويجري اختيار تتبعات بعينها في كل حالة على حدة، طبقًا لإطار الزمن التطوري العام الجاري بحثه، كما يؤخذ في الحسبان العديد من الاعتبارات التكنولوجية، وفيما يلي ملاحظات تمهيدية حول بعض تسلسلات الجينات الشائع استعمالها في التصنيفات التطورية المقارنة:

جينومات السايتوبلازم Cytoplasmic Genomes:

مجموعات صغيرة من الحمض النووي تستقر داخل جسيمات دقيقة في سايتوبلازم الخلايا الحقيقية الـ(إيوكاريوت) **Eukaryotes** (وهي الكائنات التي تحتوي خلاياها على نواة واضحة مغلفة بغشاء)، وهناك نوعان أساسيان من جينومات السايتوبلازم، أولهما حمض المايتوكوندريا النووي **mtDNA**، نسبة إلى وجوده داخل (المايتوكوندريا) **Mitochondria** في الحيوانات والنباتات، وثانيهما حمض الكلوروبلاست النووي **cpDNA**، نسبة إلى وجوده في (كلوروبلاست) (البلاستيدات الخضراء) للنباتات **Chloroplast**.

وعـــادة ما يتكون حمض المايتوكوندريا النووي في الحيوانات مـن جزيء حلقي مغلـق، يتـراوح طولـه بـين ١٦٠٠٠ و ٢٠,٠٠٠ زوج مـن (النيوكليوتيدات)، ويتشكل في صـورته النموذجيـة مـن ٣٧ جينًـا نـشطًا Functional genes، موزعة كالتالي: موقعان لـــ"ريبوسـومات الـــ"رنـا" Ribosomal (r) RNA، و ٢٢ موقعًا للـ"رنا" الناقل Transfer (t) RNA و١٣ موقعًا للبولييبتيدات (وحدات بناء البروتينات)، القادرة علـى التعـرف علـى الجينات الهيكليـة (البنيويـة) Structural genes specifying polypeptides، وهي متعلقة بإنتاج الطاقة في الخلية، ويميل الجزيء إلـى التطـور الـسريع بصفة عامة، مما يجعله مناسـبًا لتقـدير التطـور علـى المـدى القـصير (Micro evolutionary scale) (كما يحدث عند مقارنة مجموعات منتمية إلى النـــوع نفـــسه)، أو للمقارنـــات خـــلال أزمنـــة التطـــور الوســـيطة (Meso-evolutionary time frames) (أي الأنواع التي انفصلت عن بعـضها البعض منذ بضعة ملايين من السنين).

أما المواقع المختلفة من حمض المايتوكوندريا النووي mtDNA فتتطـور بمعدلات متفاوتة؛ فقد يكون سريعا جدًّا (مثل ما يحـدث فـي مواقـع الـتحكم Control regions)، وهي مواقع نشطة سريعة التفرق في الحمض النووي، في حين أنه يحدث أيضا ولكن بمعدل أبطأ كثيـرًا فـي منـــاطق أخـــرى؛ مثل (حمـــض الريبوسومات النووي rRNA)، وعلى ذلـك فـيمكن تخطـيط دراسات التصنيف التطوري الأحيائي وتفصيلها عن طريـق انتقـاء التسلـسل التركيبي لحمض المايتوكوندريا النووي، بما يتلاءم مع أزمنة تطورية معينة.

على صعيد آخر، تتميز جزيئات حمض المايتوكونـدريا النـووي فـي النباتات بأطوالها الكبيرة (حيث يتراوح الطـول وفقـا لنـوع النبـات مـن ٢٠٠,٠٠٠ إلى أكثر من مليوني زوج من النيوكليوتيدات)، وعلى أيـة حـال،

ونظرا لأسباب تكنولوجية مختلفة، فلم يثبت أن لها فائدة معينة بشأن إعادة بناء التصنيف التطوري الأحيائي.

هذا في مقابل أحماض الكلوروبلاست النووية cp-DNA النباتية، التي تمثل مؤشرات قوية للتصنيف التطوري، فهذه الجزيئات الحلقية المغلقة، المتراوح طولها بين ١٢٠,٠٠٠ و ٢٢٠,٠٠٠ زوج من النيوكليوتيدات، تتطور- بصفة عامة- بمعدل متمهل نسبيًا، وعلى ذلك فإن دراسة تركيبها يجعلها مناسبة بصفة خاصة في تقدير التصنيف التطوري الأحيائي لأجناس Genera، وعائلات Families ورتب Orders النباتات.

جينومات النواة:

يوجد معظم الحمض النووي بتسلسلاته فائقة العدد في الخلايا الحقيقية (المتكاملة) ذات النواة، داخل النواة Eukaryotic؛ فعلى سبيل المثال تتكون المنظومة الكاملة لمجموعة واحدة من الكروموسومات المنفردة (Haploid Copy) من الجينوم البشري من أكثر من ثلاثة بلايين زوج من النيوكليوتيدات، موزعة على ٢٣ "كروموسومًا". ويشتمل أي جينوم من أنواع الكائنات ذوات الخلايا الحقيقية (بما في ذلك الإنسان) على حوالي ٢٥,٠٠٠ جين، تنصب وظيفتها على حمل شفرة البروتينات، ويجري في العادة تحليل واحد فقط أو عدد قليل منها مأخوذ من أنواع كائنات متعددة في أي دراسة جزيئية من دراسات التصنيف التطوري، كذلك يمكن استخلاص معلومات قيمة عن التصنيف التطوري الأحيائي بتحليل مواقع أخرى في نواة الخلية مثل مواقع حمض الريبوسومات النووي (rRNA)، أو الجينات الطرفية الهيكلية الضابطة Regulatory domains flanking structural genes، أو مجموعات ثانوية معينة، لا علاقة لها بالتشفير (وهي تتكرر بكثرة) وتشكل في الحقيقة معظم مادة الحمض النووي في معظم الأنواع الحية.

معلومة تجميعية:

اشتملت معظم تحليلات التصنيف التطوري الجزيئي، التي أجريت حتى الآن، على دراسة الحمض النووي من جينات متعددة، سواء كانت من داخل النواة أو من السايتوبلازم (أو من كليهما)، وتصل في مجملها في كل عينة إلى حوالي ألف أو بضعة آلاف من أزواج النيوكليوتيدات، ولكن مع التطوير والتحسين المستمرّيْن في التكنولوجيات المستعملة لقياس تسلسل الحمض النووي ارتفعت المعدلات والمعايير بشكل سريع، وقد أصبح من المعتاد في السنوات الأخيرة قيام الباحثين في مجال التصنيف التطوري، بشكل روتيني، بقياس ١٦كيلو قاعدة[١] Kilobase، في الحيوانات قيد الدراسة.

تم التعرف في السنوات الأخيرة على التسلسل الكامل لجينومات ممثلة لحوالي ألف نوع حي (بما فيها الإنسان)، كما تتجمع المعلومات بسرعة عالية عن التسلسل لبضعة آلاف نوع آخر، ويقوم العلماء اليوم بقراءة تلك المخطوطات الجينية بصفة روتينية بهدف إعادة بناء تواريخ الحياة، وكما أشار مارجوليا‌اش بصدق في عام ١٩٦٣، فإن سجلات التفاصيل الجزيئية للجينومات توفر "سجلاً صادقًا عن مفردات أحداث التطور"، ولم يعد علماء اليوم راضين عن رسوم الاسكتشات البدائية لمزيج متنوع من الكائنات، كالإنسان والأرنب والدجاج وسمك التونة والخميرة، وأصبحوا يستعملون بدلاً من ذلك البيانات الجزيئية المفصلة لرسم حذافير صور التطور لمئات الأنواع من الثدييات والطيور والزواحف والبرمائيات والأسماك، هذا بالإضافة إلى جميع أصناف الحيوانات اللافقرية والفطريات والنباتات والميكروبات، ومما لاشك فيه أن فرع التصنيف التطوري الجزيئي قد نما

---

(١) القاعدة: وحدة المادة الكيميائية القاعدية الأولية التي يتكون منها جزيء البروتين، والكيلو: ١٠٠٠ وحدة من وحدات حمض المايتوكوندريا.

على مدى العقد أو العقدين الماضيين، ليصبح من أكثر المجالات نشاطا من بين كل مجالات البحوث البيولوجية، فإذا وضع في الاعتبار أن عدد أنواع الكائنات التي تعيش على الأرض حاليًا يقدر بحوالي العشرة ملايين أو أكثر، فهذا يشير إلى مدى الاحتياج إلى بذل جهد علمي فائق؛ حتى يتسنى إعادة بناء شجرة الحياة بكاملها.

وعلى الرغم من ذلك فإن تسلسلات الحمض النووي الموثقة حتى الآن تسمح بوضع تقديرات على درجة عالية من الثقة للتصنيف التطوري لعدد كبير من الأصناف، وبناء على ذلك فيمكن استعمال التصنيف التطوري الجزيئي لمسارات التطور للأشكال المتشابهة في الكائنات (مثل تشابه الأعضاء الظاهري أو السلوكيات.. إلخ)، وسيهتم هذا الكتاب ببعض الأمور الأكثر إثارة وتعرضا للخلاف أحيانًا في ممارسات رسم هذه الخرائط التصنيفية التطورية حتى اليوم.

التصنيف الأحيائي التطوري المقارن

يستخدم اختصاصيو علم الأحياء التطوري، بصفة روتينية، "التصنيف الأحيائي التطوري المقارن" **Comparative phylogenetics**، وهو تعبير قد يحمل أكثر من معنى، فإذا روعيت حرفية النص فقط فيمكن النظر إلى أي إجراء تصنيفي تطوري ووصفه بأنه "مقارن" إذا تضمن أكثر من جين واحد، أو أكثر من شكل ظاهري واحد، أو أكثر من مجموعة أصناف حيوية، أو أيّ جمع بين أي من السابق، وعلى سبيل المثال فمن المسموح به تماما، بل على درجة عالية من الإفادة، المقارنة بين تقديرات التصنيف التطوري الأحيائي المقارن، المبنية على مجموعة من الأشكال الظاهرية، وبين أخرى مبنية على مجموعة أخرى من الأشكال الظاهرية، أو مقارنة التصنيف التطوري لاثنتين أو أكثر من المجموعات المصنفة حيويًا في مقابل خلفية جغرافية معينة (مثلا) مما قد تكون أثرت على تاريخهم التطوري؛ بمعنى آخر، فإن الفكرة الأساسية للتصنيف التطوري المقارن هي مقارنة نمط التاريخ التطوري من خلال عدد من الصفات أو الأصناف **Taxa**.

أضافت ثورة البحوث الجزيئية في عالم التطور الحيوي- التي بدأت في النصف الثاني من القرن العشرين- أسلوبًا قويًا لإجراء التصنيفات التطورية المقارنة، وعلى وجه الخصوص فقد أتاحت الوصول إلى مجموعات هائلة من الخصائص على مستوى الحمض النووي وعلى مستوى البروتينات، التي يمكن استغلالها أساسًا للمقارنات التصنيفية التطورية على مستوى سمات **Traits** الكائنات، وسيركز هذا الكتاب على الكيفية التي أفادت بها القياسات الجزيئية للتصنيف التطوري، ومفهومنا حول الأساليب والوسائل التي تتطور بها أشكال الكائنات.

وعلى أية حال، فأرجو ألا ينظر إليَّ بوصفي متحيزًا ومغاليًا فيما يتعلق بالتوجه الجزيئي؛ ففي حقيقة الأمر تناول الخبراء مسألة التصنيف التطوري الأحيائي المقارن بشكل واسع وبكل نجاح قبل إتاحة التقنيات الجزيئية للجينات بزمن طويل، وكانت المقارنات تتم حينها بناءً على أنواع الشكل الظاهري، وغير ذلك من الخصائص التقليدية التي تميزت أكثرها بسهولة الوصول إليها، وكانت مفيدة للغاية في حد ذاتها في مجال المعرفة بعلاقات التصنيف التطوري الأحيائي، ولقد أضافت معرفة البيانات الجزيئية بعدًا جديدًا لممارسات التصنيف التطوري المقارن، وبذلك أفادت حقلاً، له بالفعل تاريخ طويل من الإنتاج العلمي.

وكما سيرد هنا بالمعنى المحدود، فسيعني تعبير التصنيفات التطورية الأحيائية المقارنة أيَّ تصنيفات تطورية قائمة على أساس الحمض النووي؛ بهدف الكشف عن تواريخ التطور للأشكال الظاهرية للكائنات، يتضمن تحليل هذا النوع من التصنيف التطوري المقارن أربع خطوات تقليدية:

(١) تستعمل وسائل قياس تسلسل الحمض النووي، أو غيرها من التقنيات المعملية، لجمع بيانات ضخمة من جزيئات جينات متناظرة "**Homologous genes**" في الأنواع الحية.

(٢) يقدر التصنيف التطوري لهذه الكائنات بناء على هذه البيانات الجينية باستعمال نظم حسابية ملائمة لبناء الشجرة.

(٣) يُجرى فحص خصائص ظاهرية "Phenotypic characters" معينة مما يبدو فيها الخلاف واضحًا (مثل الكائنات ذات الأجنحة في مقابل غير المجنحة) من ضمن الأنواع قيد الدراسة؛ لتوثيق موضعها التصنيفي الحالي.

(٤) يعاد- بصفة مبدئية- بناء التواريخ التصنيفية التطورية لتلك الأنماط الظاهرية باستعمال رسوم بيانية توضح وضع أسلافها المستنتجة وتحولاتها التطورية الداخلية عبر مختلف فروع الشجرة الجزيئية.

يجوز اعتبار الخطوات الثلاث الأولى ممثلة للخلفية، وأما الرابعة فهي بمثابة جوهر عملية رسم خارطة للتصنيف التطوري للخواص "Phylogenetic character mapping PCM" (انظر اللاحق).

ويوجد عدد هائل من البحوث التكنولوجية المنشورة بشأن الطرق المستعملة في المسائل الجزيئية والنظم الحسابية الملائمة للتصنيف التطوري. وهما المستخدمان في الخطوتين ١، ٢ أعلاه، ويقدم الصندوق ١-٣ مقدمة سريعة لمجرد التعريف. ولكن على من يرغب في معرفة المزيد من التفصيلات التوجه إلى مراجع أخرى (انظر قائمة المراجع).

لحسن الحظ، ومن أجل خدمة الهدف الحالي، فإن الإلمام المتعمق بالوسائل التكنولوجية الجزيئية، ووسائل إعادة بناء التصنيف التطوري الأحيائي، ليس من المتطلبات الأساسية لاستيعاب الاكتشافات البيولوجية وتقديرها في الطبيعة، وهي الأهداف المحددة لهذا الكتاب.

وعادة ما تتضمن الخطوة رقم (٣) وصفًا مباشرًا نسبيًا، باستثناء احتمال إثارة تساؤلات حول كيفية تعريف الأصناف الظاهرية للكائنات وتحديدها؛

فمثـــلا: قد تكون هذه الأشكال مجرد بدائل لحالات نوعية أو تكوينات مركبة (مثل وجود أجنحة أو عدم وجودهـــا) أو سلوكيـــات (مثل القـــدرة علـــى الطيـــران أو عدمهـــا)، أو خصائص أدق تحديدا (مثل أجنحة ناشئة من طيات جلدية في مقابـــل أجنحة مشكلة من ريش ولها عظام داخلية، أو الطيران الذي يستلزم خفق الأجنحـــة في مقابل التحليق الانزلاقي مثل الطائرة الشراعية)، بناءً على ذلك لابد دائمًا مـــن تعديل التفسيرات التطورية وتوفيقها.

فعلى سبيل المثال، من الواضح أن صفة "التحليق" العامة، صفة متعددة مـــن ناحية التنوع التطوري في الحيوانات (أي نشأت في أحوال تطورية متعددة)، فـــي حين أن الخواص المعينة الأخرى المرتبطة بالطيران (مثل الريش فـــي الطيـــور، وتحديد المواقع باستعمال الصدى في الخفافيش، أو وجود العيون المركبة في بعض الحشرات)، قد تكون نشأت مرة واحدة أو مرات قليلة فقط أثناء التطور في إطـــار مجموعات معينة. وهناك أنماط ظاهرية كثيرة (مثل كثافة الريش أو عدد الأســـطح في العين المركبة)، قد تتغير بصفة شبه دائمة؛ بدلاً من التغيير النوعي، وتمثل هذه الخصائص الكمية، ذات الحالات المتعددة، بعض التحديات الكبـــرى فـــي طريـــق التفسير المناسب للتصنيف التطوري.

سأستعمل طوال هذا الكتاب كلمـــات "خـــصائص **Characters**"، و"ســـمات **Traits**" و"هيئـــات بـــارزة **Features**"، و"أحـــوال **Conditions**" و"صـــفات **Attributes**"، بالتبادل باعتبارها مرادفات للدلالة على الحالات المتعددة لأي صنف (شكل) ظاهري معين. يترتب على هذا الاستعمال العام للألفـــاظ أن تتـــضمن خـــصائص الكائن المعنيّ بالدراسة أية أوصاف ظاهرية من أي نوع (كيفًا أو كمًا) وعلـــى أي مستوى مشار إليه من الشمولية (بداية من أوصاف الخصائص العامـــة جـــدًا إلـــى أكثرها تفصيلاً). وهذا يعني اختلاف نتائج التفسيرات التطورية بـــاختلاف الـــشكل

الظاهري المدروس، وكذا ماهية التساؤلات المطروحة عند إجراء أي تحليل للأصناف الأحيائية.

صندوق ١-٣

الوسائل الجزيئية وقواعد حساب التصنيف التطوري

"Phylogenetic Algorithms"

تستلزم الخطوات ١، ٢ في التصنيف التطوري الجزيئي المقارن (انظر النص)، الحصول على تحليل تصنيفي تطوري لبيانات جزيئية، وهي موضوعات واسعة، تقع خارج نطاق هذا الكتاب، لذا سيقتصر الأمر هنا على سرد مقدمة موجزة مع ذكر بعض المراجع المحورية لمن يرغب في المزيد من القراء المهتمين.

الوسائل الجزيئية:

صُممت وطُورت حديثًا وسائل تحليلية معملية كثيرة؛ لاسترجاع المعلومات الجزيئية من جينات الكائنات، وكانت معظم الوسائل السابقة تصل إلى تسلسل الحمض النووي بأساليب غير مباشرة؛ مثل تحليل البروتينات، أو من خلال وسائل الكيمياء الحيوية الكمية مثل تهجين الأحماض النووية **DNA-DNA hybridization** (تقنية ينتج عنها تقديرات رقمية تفيد بمدى تفرق الجينات وتشعبها **Genetic divergence**)، وذلك بفحص درجات الاستقرار الحراري **Thermostabilty** لتسلسل النيوكليوتيدات)، واستعملت هذه الوسائل بجانب أساليب جزيئية أخرى على نطاق واسع للتوصل إلى تشكيل أشجار التصنيف التطوري لبناء الخلفية التطورية اللازمة لمسح (وضع خارطة) تصنيف الخواص تطوريًا.

وتعد تقنية قياس تسلسل الحمض النووي (**DNA Sequencing**) من أقوى وسائل تكنولوجيا الجزيئات الحديثة؛ حيث تكشف مباشرة عن تسلسل النيوكليوتيدات بطول جزء معين من الحمض النووي بكل دقة، وقد سمحت التحسينات

التي أجريت على الوسائل المعملية خلال العقد الماضي للعلماء بإنتاج كم هائل من البيانات عن تسلسل الحمض النووي، بناء على ذلك أصبح قياس تسلسل الحمض النووي أكثر الوسائل استخداما اليوم فيما يتعلق بتقدير التصنيفات التطورية المقارنة.

للمزيد من الاطلاع:

Avise ،2002 (beginner level)، Avise، 2004 (intermediate); Baker، 2000 (intermediate), Hillis et ai. 1996 (advanced).

أساليب التصنيف التطوري الأحياني:

أصبح في متناول العلماء اليوم العديد من وسائل تحليل البيانات (مطبقة في العادة في برامج الكمبيوتر القوية)، لاستخدامها في إعادة تشكيل أشجار التصنيف التطوري، بناء على بيانات الجزيئيات، تتميز كل هذه الوسائل بصفة عامة بأنها تبدأ بواحد من الاحتماليْن:

(أ) تقديرات رقمية للمسافات الجينية بين مختلف طبقات الأصناف Taxa، (كالتي يتم الحصول عليها مثلاً من تهجين الحمض النووي مع حمض نووي آخر)، أو من قوائم حسابية تتضمن الفروق بين النيوكليوتيدات، مُعدة مباشرة بوسائل قياس تسلسل الحمض النووي، أو (ب) استخدام حالة الخصائص ذاتها **Raw character states** (مثل وجود نيوكليوتيدات بعينها على أماكن متتالية كثيرة بطول قطعة معينة من الحمض النووي).

فيما يتعلق بالأسلوب الأول، يجري تجميع قيمة المسافات بين التشكيلات المتماثلة في عينات من الأنواع قيد الدراسة في جداول حسابية خاصة، توضع بمعرفة الباحث (هناك عدة بدائل متاحة لهذا الغرض)، أما في الأسلوب الثاني فيجري التحليل المباشر للبيانات الكيفية (النوعية) لتسلسل الحمض النووي من مختلف الأصناف الحية، ليعطي تقديرًا تصنيفيًا تطوريًا معتمدًا على نماذج افتراضية (وهناك أيضا عدة اختيارات لتطبيق ذلك) حول طبيعة التحولات التطورية بين هذه الصفات.

وحتى بمساعدة الكمبيوتر مثل برنامج PAUP (لـصاحبه Swafford 2000)، فإن البحث عن أفضل شجرة تطور محتملة، عملية ضخمة؛ خاصة عند مقارنة بضعة أنواع حية يُعزى ذلك جزئيًا إلى أن عدد احتمالات الترتيب التصنيفي التطوري لعدد من الأصناف قد يصل إلى أرقام فلكية، ومثلاً يصل العدد لمقارنة الأشجار التطورية المتفرعة لمجرد عشرة أنواع فحسب، إلى أكثر من ٣٠ مليون احتمال، وأما الأشجار التطورية المتفرعة المحتملة لمقارنة ٢٠ صنفًا حيويًا، فيصل الرقم إلى ٨,٢ X ١٠ ^٢١^، والهدف من فحص هذا العدد الفائق من الأشجار المحتملة هو التعرف على النسق الذي يتشابه- بقدر الإمكان- مع التاريخ التطوري للصنف المعني في واقع الأمر.

إن النماذج الحسابية في برامج الكمبيوتر عادة ما تبحث عن الأشجار المحتملة التي تطابق المواصفات المثالية لنموذج التطور الذي يحدده الباحث نفسه. فعلى سبيل المثال نجد أن الأنظمة المختزلة (الموجزة) Parsimony approaches، التي تبحث عن أبسط التفسيرات وأقصرها للظواهر المعقدة (ولتلك الأنظمة أنماط عديدة) تعمل بصفة عامة على فرضية أن الأشجار المفضلة هي تلك التي تحمل أقل طول لمجموع الفروع (أي أقل التحولات التطورية في حالة الخصائص Character State) والتي تتمشى مع البيانات التجريبية (وعلى أية حال يجب تذكر أن التطور لا يحدث بالضرورة عبر أقصر الطرق المختزلة).

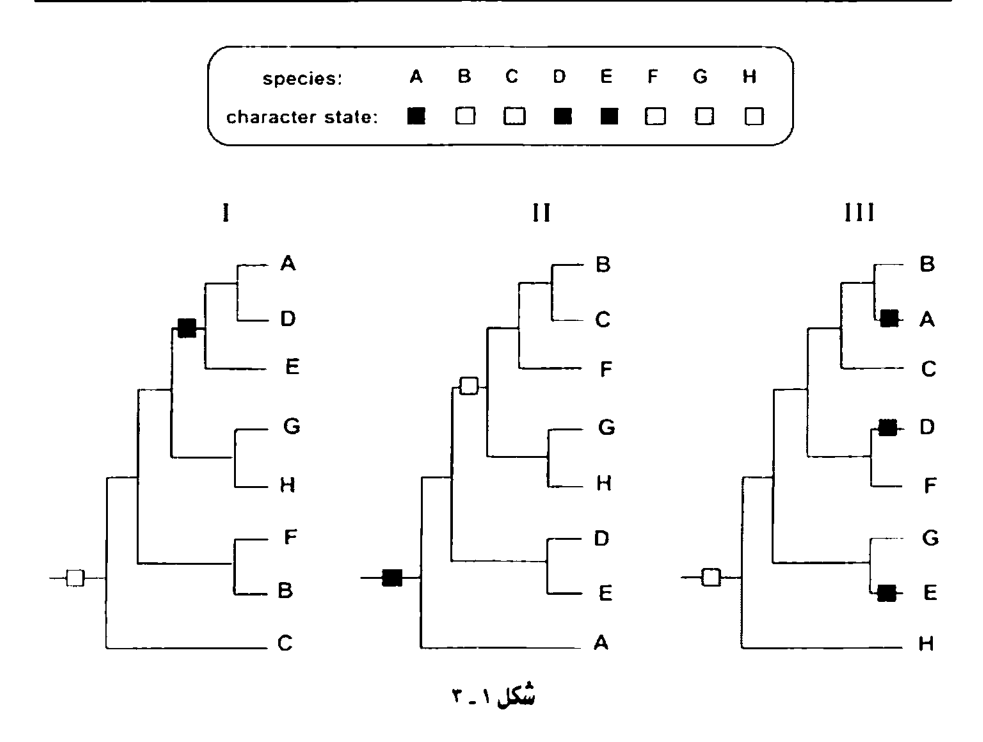
وقد شاعت في السنوات الأخيرة وسائل أخرى؛ مثل "أقصى الترجيحات" Maximum Likelihood، أو تطبيق قانون "بايز" للاحتمالات Bayesian Methods، لتحليل البيانات الجزيئية ولاختبار النظريات التطورية المتنافسة (انظر مقالات هويلسنبك ورانالا Huelsenbeck & Rannala ١٩٩٧، وهولدر ولويس ٢٠٠٣ Holder & lewis).

ويتضمن هذان التوجهان المشتركان في المفهوم استعمال الفحص بواسطة الكمبيوتر لبيان تركيب الأشجار (والاحتمالات المتعلقة بها)

التي تتفق مع أفضل تفسير للبيانات في ظل نماذج التطور الجزيئـــي المحـــددة مسبقا، ولقد ساعد تصميم وتطوير برامج كمبيوترية سريعة مثل "لغز الشجرة" Tree Puzzle، لأقـــصى الترجيحـــات (شـــتريمر وفـــان هيـــسيلر ١٩٩٦ (S. Trimmer & Von Haeseler وكذا برنامج "MRBAYES" للتعامل بمـــنهج "بايز" السابق ذكره (هولسينبك 2000 Huelsenbeck)، على تطبيق تلك الوسائل التصنيفية التطورية الحديثة.

للمزيد من الاطلاع:

Hall ،2004 (beginner level): Avise، 2004 (beginner); Nei and Kumar، 2000 (intermediate); Hillis et al., 1996 (intermediate); Li، 1997 (intermediate); Felsenstein, 2004 (advanced).



شكل ١ ـ ٣

خارطة التصنيف التطوري للخواص:

يُطلق أحيانًا على البند (٤) المذكور أعلاه، وهو المكون الرئيسي للتصنيفات التطورية الأحيائية، تعبير "تحليل الخواص التطوري Evolutionary trait analysis"، أو "رسم بياني مقارن للخواص Comparative trait charting"، أو "رسم خارطة تصنيف تطورية للخواص Phylogenetic character mapping (PCM اختصارًا)، كما سيجري استعمالها في هذا الكتاب. تقارن في ظل هذا التوجه الحالات البديلة للسمات التصنيفية الخاصة مع الأنواع الحية المرتبطة بها، مع تصنيف تطوري سابق وراسخ، بهدف كشف النقاب عن الأصول التطورية لتلك الأصناف والنماذج المحتملة لتحولاتها البينية التاريخية، ويتضمن الصندوق ١-٣، نبذة تمهيدية للمضمون الأساسي لأسلوب البحث في هذا المجال، كما توجد مقدمة أشمل (لغير الخبراء) في الملحق، وقد يتراءى لبعض القراء أن يطلع على الملحق أولاً؛ لدعم الخلفية التكنولوجية قبل الخوض في الدراسات التجريبية المذكورة في الفصول من ٢ إلى ٧.

يتناول كثير من البحوث المنشورة العديد من المسائل المثيرة للجدل بإسهاب، خاصة تلك المتعلقة سواء بالمفاهيم الأساسية أو الإجراءات المتبعة في التصنيف التطوري المقارن، وهي مذكورة هنا بإيجاز في الصندوق ١-٤.

صندوق ١ـ٤

المحددات المعترف بها للتصنيف التطوري الجزيئي المقارن:

تعبر بإخلاص، إعادة تشكيل التصنيفات الأحيائية والاستنتاجات البيولوجية في معظم دراسات الحالات الواردة في الكتاب، عن آراء أصحابها الأصليين، بناءً على ذلك قمت بافتراض صحة نتائج التصنيف التطوري

الجزيئي وإعادة تشكيل رسم خرائط تصنيف الخواص التطوري الجزيئي، كما تم نشرها، وهو افتراض قد لا يكون صحيحًا على إطلاقه، وفي حقيقة الأمر، يبدو أن تاريخ التصنيف التطوري المقارن يوحي بأن هناك جزءًا لا بأس به من التفسيرات المنشورة، هو في الواقع محل جدل مختلف الشدة- آجلاً أو عاجلاً- من قبل باحثين آخرين، وقد تتعدد المرجعيات العلمية والأسانيد التي تدعم الاختلافات الحالية بشأن أي تصنيف تطوري، وفيما يلي سرد لبعض أمثلة للتساؤلات القوية التي يجب على القارئ طرحها قبل قبول صورة الاستنتاجات الظاهرية لأي من تحليلات خرائط تصنيف الخواص تطوريًا:

هل يعكس التصنيف الأحيائي التطوري الجزيئي، في حد ذاته، تصنيف الخواص التطوري للأنواع الحية؟ فمثلاً:

- ما أنواع تحليل الجينات الجزيئي التي أجريت؟ وهل يعتمد عليها؟
- كم عدد الجينات غير المرتبطة (**Unlinked**) التي جرى تحليلها؟ وكم كان طول تسلسلاتها؟

(عندما يكون حجم البيانات الجينية صغيرًا تصبح الأشجار الجينية الناتجة ضعيفة أو تعطي مؤشرات خاطئة للعلاقات الكلية المعقدة لشجرة الأنواع الحية) (على سبيل المثال انظر: روكا وزملاءه ٢٠٠٣ **Rokas**).

- هل كان مرجحًا حدوث تجميع (تقارب) **Convergencies** أو ارتداد **Reversals** لتطور حالات الخواص الظاهرة (**Homoplasy**)؟
- هل الافتراضات التي بنيت عليها تحليلات التصنيف التطوري ملائمة لشريحة البيانات الجزيئية التي جرى جمعها؟

- هل كانت العُقَد في التصنيف التطوري مدعومة إحصائيًا بقوة؟ (مثلاً: هل ظهرت بصفة ثابتة باستخدام وسائل تحليل ملائمة ومتنوعة؟).
- هل تتفق الأشجار الجزيئية مع ما هو متوقع من التصنيف التطوري للكائنات القائم على أنواع الدلائل التقليدية؟

هل كانت مواصفات الأنماط الظاهرية Phenotypes مناسبة في حد ذاتها؟

- كم كان عدد الأجزاء التي جرى مسحها؟ وما نوعيتها Phenotypically من الأصناف الموجودة حاليًا؟
- هل جرى تسجيل الأنماط الظاهرية بطريقة سليمة؟
- ما مدى ملاءمة الأنماط الظاهرية الخاضعة للمسح بأسلوب تحليل التصنيف التطوري للخواص؟

هل أجريت تحاليل تصنيف الخواص تطوريًا بالأسلوب السليم؟ مثلاً:

- هل كانت الافتراضات التي بني عليها إعادة التشكيل باستخدام تحليل خرائط تصنيف الخواص تطوريًا متمشية، بصفة عامة، مع النمط المتوقع لتطور الأنماط الظاهرية المعنية؟
- هل كانت الافتراضات التي بني عليها إعادة التشكيل التطوري تتميز بالمرونة الكافية، بحيث لا تصبح كل إجراءات خرائط تصنيف الخواص تطوريًا معيبة بافتراضات غير موضوعية؟
- هل تم تحديد أو التقاط نقاط الشك الكامنة في أصل تشكيلات خرائط تصنيف الخواص تطوريًا والإشارة إليها في موجز البحث؟ (مثل استنتاج حالات الصفة Character states عند عُقَد سلفية محددة).

وقد يكون من الصعب تأكيد الإجابة عن هذه الأسئلة وما شابهها في دراسة تجريبية محددة، وعلى ذلك تظل هناك مساحة للخلافات العلمية حول أية استنتاجات معينة لتحليلات التصنيفات التطورية المقارنة.

يراعى أن التحذيرات المذكورة في صندوق ١-٤، لن يعاد تكرارها في كل مقال، ولكن على القارئ الإلمام بها واحتمال اللجوء إليها- بدرجة ما أو بـأخرى- فيما سيأتي ذكره من معظم الحالات المدروسة، وعلى أية حال، فلا يجب أن يشغل القارئ باله كثيرًا بذكر هذه التحفظات الآن؛ وذلك لثلاثة أسباب. أولاً: تـم انتقـاء معظم المعروض من دراسات بعناية شديدة؛ استنادًا- إلى حد ما- إلى دلالة نتائجها البارزة (ما لم يذكر غير ذلك) التي اتسمت بالوضوح والقوة، ثانيًا: تم انتقاء بعض دراسات الحالات بعناية لتبين مختلف المعوقات ونقاط القوة لأساليب رسم خـرائط التصنيف التطوري للخواص، وثالثًا: تبقى الأسس البيولوجية المنطقية الكامنة وراء الجهود الحالية لرسم خرائط تصنيف الخواص تطوريًا مثيرة للاهتمام في حد ذاتها، وبغض النظر عن التحقق من مدى مصداقية بعض النتائج.

وفي هذا الصدد، يجب النظر إلى التفسيرات القائمة علـى رسـم خـرائط تصنيف الخواص تطوريًا على أنها منطقية، وأنها نظريات مبدئية (مثلها مثـل أي مكان آخر في رحاب العلم)، دائمًا أولية وقابلة لإعادة التأويل مع توفر المزيد مـن الدلائل أو تحسينها.

بناءً على ذلك، فسيُلقى الضوء في المقالات الواردة في الفصول مـن ٢-٧، وسيتركز على الكائنات نفسها وعلى روعة أعمال الطبيعة التي يمكن فك شـفرتها بمساعدة رسم خرائط تصنيف الخواص تطوريًا.

الفصل الثاني

البنيات التشريحية والأشكال الظاهرة

لعل أكثر الأمور وضوحًا بالنسبة إلى رسم خريطـــة للخـــواص هـــو تلـــك السمات الظاهرة للعين مثل الاختلافات الشكلية والتشريحية الظاهرة بـــين الأنـــواع الحية قريبة النسب، وفي الواقع فإن عدد دراسات التـــصنيف المنـــشورة المتعلقـــة بصفات الجسم المنظورة (مثل أشكال المناقير، وتركيب الأطراف وشكلها، وشـــكل البدن) يفوق أعداد الدراسات عن أي شـــريحة واحـــدة لـــسمات الكائنـــات (مثـــل السلوكيات، أو وظائف الأعضاء، أو الإيكولوجيا)، وسيعرض هذا الفصل عددًا من دراسات الحالات التي خضعت لدراسات التصنيف التطوري للخـــواص، وخاصـــة تلك الحالات الملغزة والحالات ذات أعجب التصنيفات الظاهرية.

من أين جاء منقار طائر الطوقان Toucan؟

يستوطن حوالي ٤٠ نوعًا من طيور الطوقان **Ramphastidae** أجزاء مـــن غابات "العالم الجديد[١]" من جنوب المكسيك إلى شمال الأرجنتين وباراجواي، ولعل أكثر صفاتها وضوحًا المنقار الملون الذي يصل طوله أحيانًا إلى مثل طول جـــسم الطائر، ويبدو هذا البروز غريبًا بشكل غير معتاد؛ بحيث يبدو الطوقان وهو يطير عبر المراعي أو الغابات، وكأنه مهرج أحمق يدفع بثمرة موز أمام وجهه، وعلـــى الرغم من حجمه، فإن منقار الطوقان خفيف الوزن، ويمكن استخدامه بمهارة بالغة في سرقة البيض أو الأفراخ الصغيرة من عش طائر آخر، أو لالتقاط حبات الثمار التي تشكل جزءًا مهمًا من غذاء الطوقان، وعلى أية حال فيعتقد أن الألوان الزاهية

(١) العالم الجديد: الاسم العام الذي أطلق على نصف الكرة الغربي في القرن الخامس عشر، ويضم الأمريكتين أساسا. [المترجم]

لمنقار الطوقان تؤدي وظيفة أولية لجذب انتباه شريك التزاوج، أو للتعـرف علـى الرفيق أثناء المغازلة؛ بناء على ذلك فمن المحتمل أن يكون منقار الطوقان قد طور ملامحه المميزة من خلال كل من الانتقاء الجنسي Sexual selection (الانتقـاء المتعلق مباشرة باقتناء شريك التزاوج)، والانتقاء الطبيعي.

وتتطور مناقير الطيور بصفة عامة، بشكل سريع كما يستدل على ذلك مـن حقيقة التنوع الشديد الذي يظهر في بنية المناقير حتى في أنواع الطيـور لـصيقة النسب، وهناك مثلاً الطيور الساحلية من رتبة كارادريفورمز Charadriiformes؛ حيث يوجد داخل هذه المجموعة التصنيفية أدوات للتغذيـة غايـة فـي التفـرق؛ مثـل منقـار قـصير شـبيه بالملقـاط لطائر الـ"سـيميبالميفيد بلـوفر" Semipalmated Plover (Charadrius semipalmatus)، يستخدمه الطائر لالتقاط المواد الغذائية صغيرة الحجم من على الأسطح الطينية؛ ومنقار طائر الـ"رودي تيرنستون" Ruddy Turnstone (Arenaria interpres)، القصير وبه التواء إلـى أعلى للبحث تحت حصى الشاطئ؛ ومنقار طائر "صـائد الأصـداف الأمريكـي" American Oystercatcher (Haematopus palliatus) السميك الشبيه بالوتد لفتح المحار القوي ذي الصدفتين وافتراسه؛ والمناقير الطويلة المستقيمة للأنواع المختلفة مـن الدوويتـشر Dowitchers، والوودكـوكس Woodcocks، والـسنايبس Snipes؛ للبحث في عمق الطين، والمنقار المقوس (كقوس قزح) لطائر لونج بيلـد كيرلو Long-billed Curlew (Numenius americanus) للبحث في أعماق أبعـد، والمناقير الطويلة الرشيقة المنحنية إلى أعلى لطيور الـAvocets وStilts لحـف المياه جانبًا في المياه الضحلة؛ بحثًا عن الديدان والروبيان. ويبدو واضحًا أن هـذه الآليات المتنوعة للغذاء نشأت من خلال الانتقاء الطبيعي.

هذا، وتمثل الطيـور الطنانـة Hummingbirds (Trochilidae) مجموعـة كبيرة أخرى (تضم أكثر من ٣٠٠ نوع) يتنوع فيها شكل المنقار إلى حـد كبيـر،

وعادة ما تتناسب أحجام المناقير وأشكالها في الأنواع المختلفة مع أحجام الزهور وأشكالها المفضلة التي يرشف الطائر رحيقها منها، ويقدم لها مساعدات للتلقيح، وعلى سبيل المثال يمتلك طائر النحل الطنان **Bee Hummingbird (Mellisuga helenae)** "من كوبا" منقارًا قصيرًا صغيرًا، ويرشف الرحيق من الزهور القصيرة الصغيرة، على حين يمتلك الطائر الطنان ذو المنقار الشبيه بالسيف **Sword-billed Hummingbird (Ensifera ensifera)** "من أمريكا الجنوبية" منقارًا مستقيمًا أطول من طول جسمه لرشف الرحيق من عمق الزهور الأنبوبية المستطيلة، أما الطائر الأبيض ذو المنقار المقوس **White-tipped Sicklebill (Eutoxeres aquila)** فيعطي مثلاً لطيور طنانة كثيرة، من التي تحمل مناقير مقوسة بشدة إلى أسفل، بما يتناسب تمامًا مع أشكال الزهور وأطوالها التي يفضلونها.

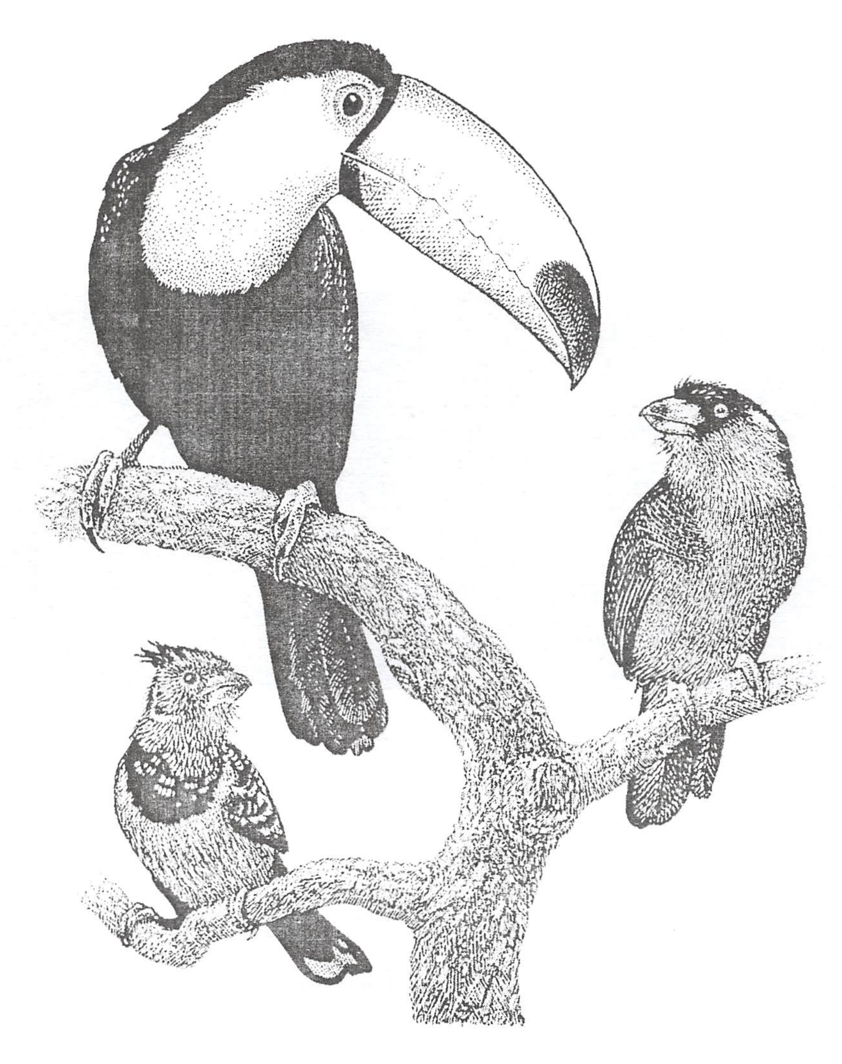
توصف السمات التصنيفية التي تميل إلى التطور السريع؛ مثل مناقير الطيور، بأنها "لدنة تطوريًّا" **Evolutionarily plastic**؛ بمعنى أنها تتشكل بسهولة تبعًا للظروف والضغوط التي تتعرض لها الأنواع، أو التي تتسبب في عملية الانتقاء؛ بناءً على ذلك، فإن التطور "التقاربي **Convergent evolution** " الجامح، وتكرر التطور العكسي **Evolutionary reversals** للحالات، يمكن أن يجعل هذه السمات مضللة فيما يتعلق بعلاقتها بالتصنيف الأحيائي، وعلى سبيل المثال، إذا كان شكل المنقار هو المعيار الوحيد لتقدير التصنيف الأحيائي، لأضحى كل من طيور الـ**Long-billed Dowitcher** والـ**Sword-billed Hummingbird**، وثيقي الصلة تطوريًّا، تمامًا كما هي الحال مع طيور الـ**Long-billed Curlew** والـ**White-tipped Sicklebill**، على الرغم من أن أي ربط بين أي من أنواع الطيور الطنانة وبين أي طير معين من طيور السواحل، إنما يعد خطأً تصنيفيًّا فادحًا، ويتضح الخطأ فقط عند أخذ الصفات المورفولوجية الكثيرة الأخرى في الحسبان، والتي تشير إلى عكس ذلك.

أما فيما يتعلق بتحديد أقرب الأنساب التطورية إلى طيور الطوقان، فقد وثَّق عديد من الباحثين منذ زمن بعيد، كثيرًا من الصفات المورفولوجية؛ مثل الترتيب الفريد لأوتار القدم **Leg tendons**، والأقدام مزدوجة اتجاهات الأصابع **Zygodactylous feet**؛ حيث يتوجه أصبعان إلى الأمام وأصبعان إلى الخلف (مثل قدم الببغاء)، التي ساعدت على تحديد قائمة الأعضاء الموجودين إلى مجموعتيْن تصنيفيتيْن فقط؛ وهما نقار الخشب **Woodpeckers (Picidae)** المنتشر في معظم أنحاء الأرض، ويضم حوالي مائتي نوع، والبربيتات **Barbets (Capitonidae)** (طيور استوائية ضخمة الرأس، ذات شعرات شائكة عند قاعدة المنقار)، التي تضم حوالي ٩٠ نوعًا، وتعيش في المناطق الاستوائية من العالمين القديم والحديث[١]، وقد جرى ضم كلٍ من هذه التجمعات (بالإضافة إلى أخرى مثل مجموعات **Honeyguides**، والـ**Jacamars** والـ**Puffbirds**) إلى طيور الطوقان في رتبة "البيسيفورمس" **Piciformes**. ولم تبدأ المفاجأة الكبرى في الظهور حتى تم تجميع بيانات جزيئية واسعة النطاق في منتصف الثمانينيات.

وقد اتضح أن طيور الطوقان تنتمي إلى البربيتات من الناحية التصنيفية، وخصوصًا البربيتات القاطنة في المداريات الجديدة **Neotropics** (أمريكا الجنوبية). وتدل البيانات الجزيئية على أن خط تطور الطوقان تشعب من خط بربيتات العالم الجديد منذ حوالي ٢٠-٣٠ مليون سنة، بعد انفصال بربيتات العالم الجديد عن بربيتات العالم القديم بحوالي ٥٠ مليون سنة، وفي قول آخر فقد ثبت أن البربيتات ككل تعد تصنيفيًّا **Paraphyletic** بالنسبة إلى طيور الطوقان، بمعنى أن الطوقان يمثل مجموعة فرعية من داخل مجموعة أوسع متشابهة، ومشتركة السلف من "حزمة" البربيتات + الطوقانات (شكل ٢-١)؛ بناءً على ذلك، نعلم الآن أن منقار الطوقان البديع استمد جذوره التطورية من المنقار الأبسط كثيرًا للسلف الشبيه ببربيتات أمريكا الجنوبية.

---

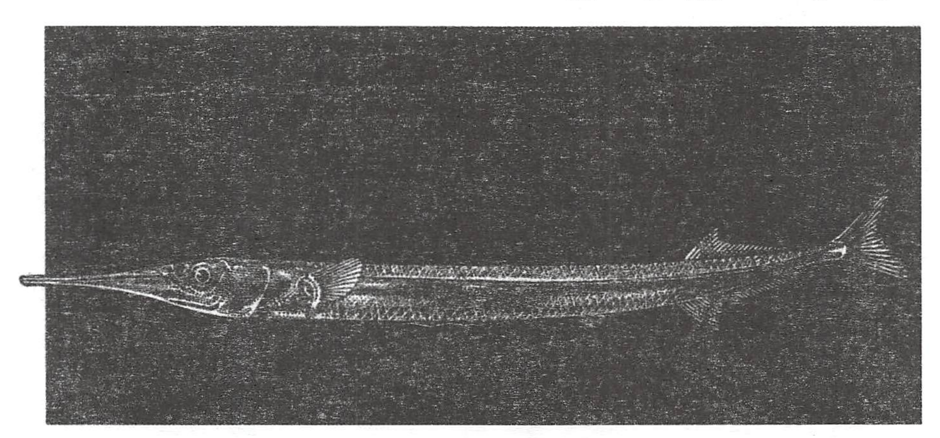
(١) العالم القديم: جزء العالم الذي كان معروفًا قبل اكتشاف الأمريكتين (أوروبا، وآسيا، وأفريقيا) [المترجم].



شكل ٢ ـ ١

من اليسار إلى اليمين إلى أعلى اليسار: طوقان، وبربيت العالم الجديد، وبربيت العالم القديم؛ (نقلاً عن سيبلي وألكيست ١٩٨٦ Sibley and Ahlquist)، ويرجى ملاحظة أن الهيكل الذي تستقر عليه هذه الطيور يعكس أيضًا التفرع التصنيفي في إحدى أشجار تطور المجموعات الثلاث.

أما ما تبقى للمزيد من الفهم فهي تفاصيل القوى التطورية التي دعمت الزيادة الهائلة في حجم المنقار لخط سلالة الطوقان، وفي المقابل، طبيعة القوى التطورية التي دعمت بقاء الصفات المورفولوجية لحجم المناقير وشكلها في خطوط سلالة بربيتات العالمين الجديد والقديم، التي ظلت منعزلة عضويًا ووراثيًا على مدى عشرات الملايين من السنين.



سمكة إبرية عادية

بوز- (مقدمة رأس) الأسماك

لدى كل من الأسماك الإبرية البالغة **needlefishes (Belonidae)** وأشباهها المقربة **Sauries (Scomberesocidae)**، بوز (مقدمة رأس، خطم) ممتد بشكل كبير؛ حيث يمتد كلٌ من الفكين العلوي والسفلي أمام الرأس على هيئة بروز مثل الإبر، وعلى أية حال، لا تبدأ الأسماك حياتها بهذا الشكل، وليرقات الأسماك الإبرية أفكاك قصيرة متساوية الطول، ولكن مع نمو السمكة ووصولها إلى مرحلة البلوغ، يمتد الفك السفلي أولاً، ثم يتبعه بعد ذلك نمو مشابه في الفك العلوي؛ بناءً على ذلك تحمل كل سمكة إبرية، في مرحلة انتقالية بين طور اليرقة والبلوغ، فكًا سفليًا طويلاً وفكًا علويًا أقصر منه، ومن المثير للانتباه، أن هذه المرحلة الانتقالية

من نمو فك الأسماك الإبرية تشبه إلى حد كبير حالة الأسماك البالغة مــن عائلــة أخرى Beloniform family من الأسماك، وهــي الـــHemiramphidae أو ذات "أنصاف الخطم" Halfbeaks، ويمتد الفك السفلي لهذه الأسماك- غريبة المظهــر- بشكل واضح إلى الأمام، على حين يتكون الفك العلوي من مجرد شــيء صــغير، يبدو وكأنه تم بتره في أثناء حادثة ما أو عراك.

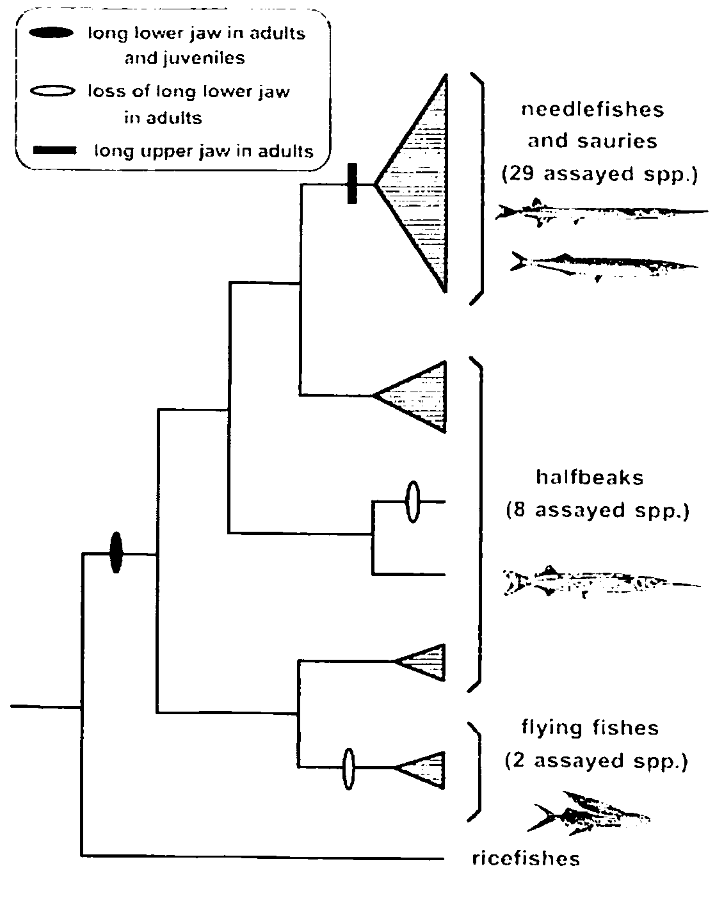
وهناك نظريتان متنافستان لتفسير كيفية تطور حالة الفك النصفي للأســماك ذات نصف الخطم وحالة الخطم الكامل للأسماك الإبرية Full-beaked، من ســلف من الأسماك العادية التي ليس لها خطم، بما في ذلــك مجموعــات أخــرى مــن البيلونيفــورم Beloniform، والأســماك الطــائرة Flyingfishes (Exocoetidae) وأسماك الأرز Ricefishes (Adrianichthyidae)، وفي ظل النظريــة المــوجزة Recapitulation hypothesis، فإن الأسماك العادية ذات الفك القصير أنتجت نسلاً من ذات أنصاف البوز (الخطم)، التي أنتجت بدورها الأسماك الإبريــة، إذا صــح ذلك فإن استمرار نمو بنيات الفك أثناء نمو (Ontogeny) كل سمكة إبرية مفــردة، يجب أن يتمشى بالتوازي مع التغييرات التطورية التي لازمت تطور سلف أســماك البيلونيفورم ذوات الفك القصير إلى نسل له فكان (العلوي والسفلي) طــويلان فــي مرحلة البلوغ، وبقول آخر، فإن التطور الفردي للأسماك الإبرية يجب أن يعكــس تماما تصنيف أسماك البيلونيفورم، كما يجب أن تعطي هذه الأســماك مــثلاً جيــدًا لظاهرة ألقى الضوء عليها منذ حوالي ١٥٠ عامًا من قبل إرنست هيكل، من خلال قانونه الشهير قانون "التوارث الحيوي" Biogenetic law الذي يقــول: إن التطــور الفردي يكرر التصنيف ويوجزه Ontogeny recapitulates phylogeny.

وفي المقابل، ففي ظل نظرية "إعاقة النمو" Paedomorphosis hypothesis، فإن الأسماك ذات أنصاف البوز أتت من قطيع سلف من الأسماك الإبرية من خلال مسار تطوري، توقف فيه نمو الفك في مرحلة الطفولة، وبصفة عامة، فإن نظريــة "إعاقة النمو" هي في حقيقتها، ظاهرة تطورية، يحتفظ في ظلها النسل البالغ بــشكل صــغار الــسلف، كمــا أنهــا فــي الواقــع عكــس نظريــة "الإيجــاز"

Recapitulation (التي يشبه فيها الصغار أسلافهم البالغين). هذا وتفترض نظرية "إعاقة النمو" عند تطبيقها على أسماك البيلونيفورم (كما في حالة نظرية "الإيجاز")، أن بداية التطور كانت من فك قصير، ولكنها تختلف مع مجريات الأمور التالية، باقتراحها أن التطورات الانتقالية انحدرت من أنصاف الخطم (الأبواز)، التي جاءت بدورها من سلف له أشكال مثل الأسماك الإبرية.

ويسعد العلماء بهذا النوع من الألغاز التطورية؛ حيث تتنافس نظريتان قائمتان ولكل منهما توقعات واضحة، ولكنهما مختلفتان تمامًا، ويمكن اختبارهما تجريبيًا، فإذا صح تصور نظرية الإيجاز في الحالة الراهنة فيجب أن تكون خطوط تطور أنصاف الخطم هي سلف الأسماك ذات الأبواز الكاملة، أما في حالة ما إذا صح تصور نظرية "إعاقة النمو" فيجب أن تكون خطوط تناسل أصحاب الخطم الكامل هي السلف لأصحاب أنصاف الأبواز، وتحتاج التفرقة بين هاتين النظريتين البديلتين إلى إطار تصنيفي مفصل لتقدير النواحي التاريخية للتحولات المورفولوجية، وقد ظهرت حديثًا إحدى هذه الدراسات، من خلال تحليل تسلسل الـ"دنا" من داخل كلٍّ من النواة، والمايتوكوندريا (لافجوي ٢٠٠٠ Lovejoy).

وعند بناء التفسير استنادًا إلى هذه الخلفية الجزيئية (شكل ٢-٢)، فيبدو من المحتمل جدًا أن مختلف حالات أفكاك أسماك البيلونيفورم تطورت من خلال تقدم مستمر من أشكال أفكاك قصيرة (كما في أسماك الأرز وغيرها من مجموعات)، إلى صغار وبالغين لهم نصف خطم، ثم إلى أسماك بالغة لها خطم كامل (كما في الأسماك الإبرية الحالية)؛ إضافة إلى ذلك فإن تحليل خارطة التصنيف التطوري للخواص يشير إلى أن بعض السمات الخاصة المتضمنة داخل جزء شجرة التصنيف المخصص للأسماك ذات نصف الخطم (التي ثبت أنها ليست أحادية الصنف Monophyletic) فقدت شكل الخطم الكامل في أثناء مرحلتين تطوريتين منفصلتين تاليتين (شكل٢-٢) في مجموعة فرعية من ذوات نصف الخطم التقليدية إلا أن لها نصف فك سفلي قصير، ومرة أخرى في الأسماك الطائرة (مما لها أيضًا فكّان قصيران: سفلي وعلوي).



شكل ٢ ـ ٢

تصنيف تطوري متفق عليه (مستند إلى تسلسلات الــدنا مــن المايتوكونــدريا والأنوية. وكذا البيانات المورفولوجية) لأسماك البيلونيفورم (لافجوي ٢٠٠٠). ويظهر أيضا إعادة بنايات تحولات الفك المعنية على أفرع الــشجرة المختلفــة، باستخدام وسائل أقصى الاختزالات الحسابية. (لاحظ في هذا الرســم التــصنيفي التطوري وغيره عبر هذا الكتاب استخدام المثلثات المخططة للدلالة على حــزم (أي مجموعات لها أصل تطوري واحد)، ويضم كل منها عددا من خطوط النسل الموجودة (أنواع مثلا)، والتي لا يحتاج فهم النقاط الأساسية لهذا الجــزء إلــى توضيح تفاصيلها الدقيقة.

وعلى أية حال، فإن الاستنتاج النهائي بالتفرع الطوبولوجي (التركيب البنيوي) للتصنيف الجزيئي، يدعم سيناريو نظرية "الإيجاز" بشأن التحولات التطورية الانتقالية بين أنواع الأبواز في أسماك البيلونيفورم، ويدحض مبدئيًّا نظرية عرقلة النمو، ويحتاج الأمر إلى مزيد من التحليلات (التصنيفية والتطورية) للتأكد من آليات السيناريو "الموجز" لأفكاك أسماك البيلونيفورم، ولكن الأمر يبدو مؤكدا الآن أن الأسماك الإبرية نشأت في تطورها من الأسماك ذات نصف الخطم وليس العكس.

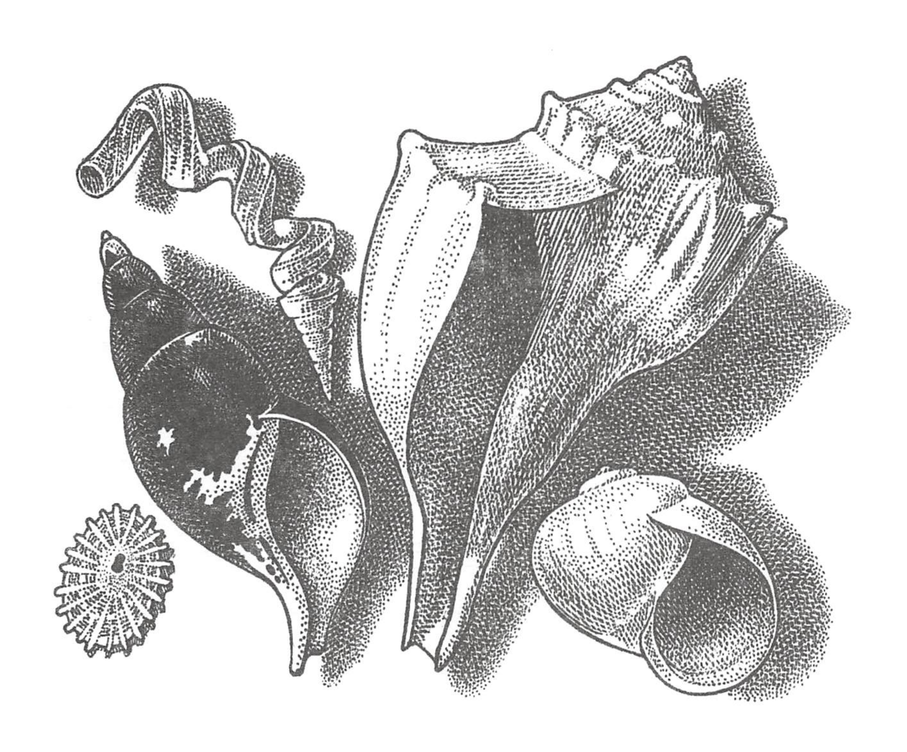
أشكال أصداف القواقع

على الرغم من وجود بعض الحقائق التي لا يمكن تجاوزها في مسألة التطور، فإن العلماء يحاولون دائمًا تحديد الميول التطورية، حتى إنهم في بعض الأحيان المتطرفة ألصقوا ببعض التوجهات الراسخة صفة "القوانين"، وعلى سبيل المثال تقدم "دولو" Dollo باقتراحه في عام ١٩٨٢ لقانون "عدم الارتداد" law of irreversibility القائل بعدم إمكانية استرجاع التأقلمات المعقدة بعد فقدها في يوم من الأيام، وفي قول آخر: إذا حدث وتآكلت أي سمة بيولوجية معقدة عبر الزمن التطوري (لأي سبب من الأسباب) فلا يمكن استعادتها بالكامل أبدا، إذا صح هذا القانون فهو يعني ميلاً شديدًا نحو خسارة تطورات لتأقلمات معقدة معينة، في مقابل احتمال الحصول عليها، كما يعني أن أي كائنات يلاحظ مشاركتها في تأقلم مركب بعينه فإنها قد ورثت هذا الشكل من سلف مشترك بالضرورة.

ويفترض قانون "دولو" أن لكل صفة مركبة أساسا غاية في التعقيد من الملابسات الجينية والتطورية؛ بحيث إذا فقدت فمن العسير أن تظهر مرة أخرى

من خلال تتابع مماثل تماما للتحورات الجينية والأحداث الخاصة، وعلى أي حال يعرف اختصاصيو البيولوجيا حالات عديدة يظهر فيها أحد الأشكال التي تبدو معقدة (مثل ما يحدث في ذبابة الفاكهة من وجود رجل إضافية أو أربعة أجنحة بدلاً من الجناحين المعتادين) بسبب تحورات بسيطة في الجينات المسئولة عن تطور الجنين **Homeotic genes** التي تنقل الذبابة إلى برنامج مختلف للنمو (راف ١٩٩٦ **Raff**)؛ بناءً على ذلك وعلى الرغم من افتراض قانون "دولو" بتغيير عدد كبير من الجينات في أثناء حدوث تغييرات في إحدى السمات المركبة، فإن هذا ليس صحيحًا على طول الخط، إضافة إلى ذلك، وحتى عندما يقتضي ظهور إحدى السمات المركبة وجود سلسلة معقدة وطويلة من المسببات الجينية، فإن مجرد تغيير "وصلة" معينة في السلسلة، يمكن أن يؤدي إلى اختفاء إحدى السمات التي قد تعود إلى الظهور في وقت لاحق إذا تم استرجاع هذه الـ"وصلة" الحرجة.

ويعد قانون "دولو" مفيدًا بصفة عامة، ولكن يبدو أن قوانين التطور إنما وضعت من أجل تجاوزها. ويكمن أحد الأمثلة في البنية الهندسية للقواقع ذات الأرجل البطنية **Gastropoda** ويحمل معظم الـ ٣٥,٠٠٠ نوع من هذه القواقع قشرة (صدفة) متكلسة ملتفة حلزونيًا، وقد نشأت الأصداف في وقت مبكر من تاريخ القواقع ذات الأقدام البطنية، ومن الواضح وجود منظومة معقدة من التأقلمات التي صاحبت ظهور الأصداف (مثل تطور الأحشاء في شكل حلزوني، بما في ذلك الجهاز الهضمي الملتف، الذي ينتهي بفتحة شرج تقع مباشرة فوق الرأس)، وكما يمكن الحكم على مدى انتشار القواقع الملتفة اليوم وتنوعها، وكذا من خلال تتبع سجلاتها الأحفورية التي تمتد في الماضي إلى مئات الملايين من السنين، فقد أثبت تصميم الصدفة الملتوي كفاءة عالية كقلعة واقية حصينة.



من اليسار إلى اليمين:

Knobby Keyhole Limpet و ،Stimpson's Whelk و ،Fargo's Worm Shell و ،Knobbed Whelk و ، Lobed Moon Snail.

وعلى أية حال، فقد فقدت أصداف ملتوية من خطوط تطور نسل القواقع ذات الأرجل البطنية في مناسبات متنوعة، ويتأكد ذلك من مجموعة من الأمثلة المتعلقة بالرخويات المعروفة باسم البطلينوسات **limpets** بما فيها القواقع ذات الأصداف الشبيهة بالحافر **Hoofshells Hipponicidae**، والرخويات الشبيهة بثقب المفتاح **Fissurellidae**، والبطلينوسات الكاذبة **Siphonaridae**، **False limpets**، والبطلينوسات الشبيهة بالخف **Calyptraeidae**، **Slipper limpets**، ولمعظم هذه القواقع صدفة كالقبعة ينتقيها كل حيوان منها، وهي شبيهة بخيمة تقيها، وهي قابعة على سطح صخري على شواطئ المحيط الهادرة.

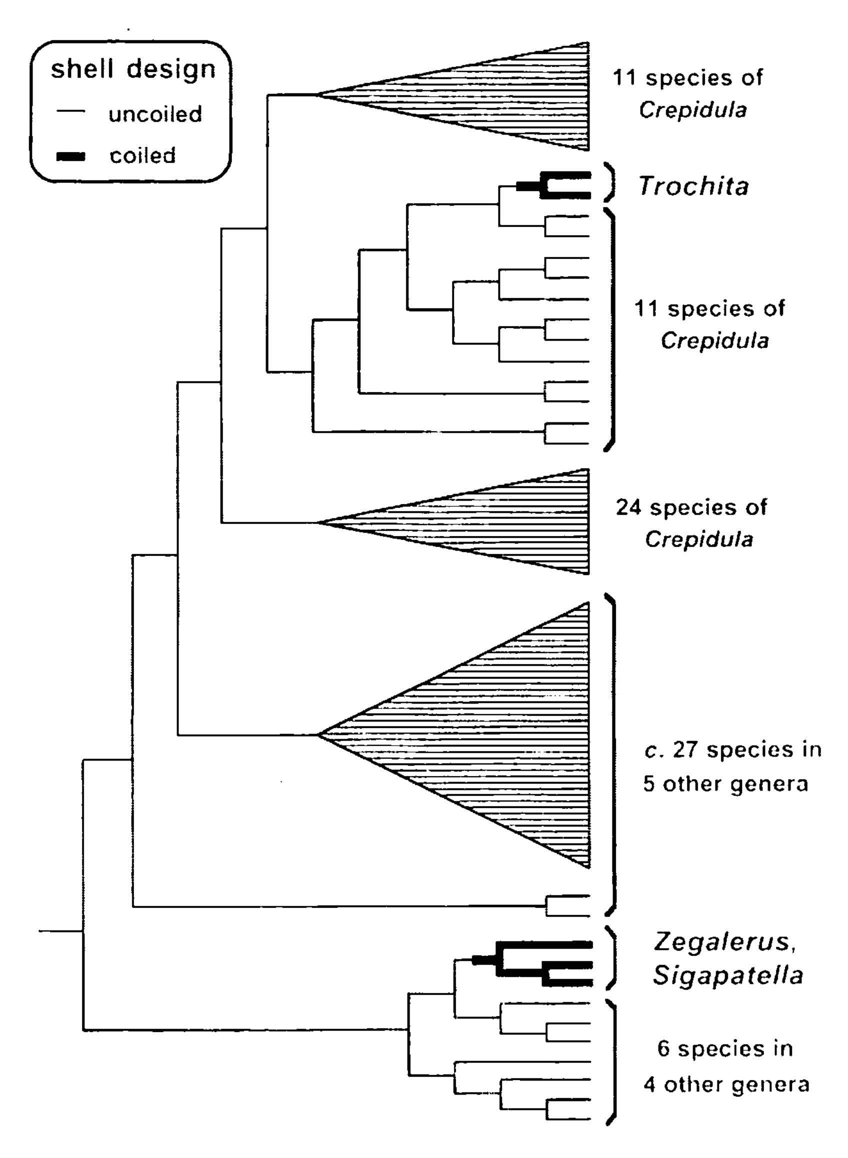
وهناك مجموعة أخرى من الأمثلة تتمثل في القواقع الدودية **Vamicularidae and Siliquaridae**، **Vermetidae Worm snails** التي تنمو أصدافها على هيئة أنابيب ملتوية دون نظام محدد، وقد جرت العادة على اعتبار أن كلاً من هذه الأنواع من الأصداف غير الملتفة قد وصل إلى نهاية طريق تطوري مسدود (على الرغم من نجاحها في بعض الأوكار)، وقد نشأت هذه الرؤية بناءً على ملاحظتين: أن الأصداف غير الملتفة تتلاءم تمامًا مع ظروف إيكولوجية قليلة نسبيًا مقارنة بالأصداف الملتفة، التي تبدو خطوط نسلها التطورية أكثر حرية وقابلية للتأقلم، كما أن الأشكال غير الملتفة لا يمكنها العودة إلى الحالات الملتفة (من واقع قانون "دولو").

وقد ثارت شكوك جادة لهذه الفرضية من خلال الاكتشاف الحديث بقدرة البطلينوسات على تطوير أصداف ملتفة على الرغم من كل شيء، وقد قام كولين وسيبرياني **Collin and Cipriani** ٢٠٠٣، بدراسة التصنيف الجزيئي المستند إلى تسلسل الجينات من كل من أنوية الخلايا والمايتوكوندريا؛ ليتضح وجود إحدى المجموعات- بصفة استثنائية- من البطلينوسات ذات الصدفة الملتفة الكاملة

(من جنس تروكيتا **Trochita**) منغمسة بعمق داخل مجموعات (حزم) من الأعشاش المرتبة هرميًا للبطلينوسات ذوات الأصداف غير الملتفة (شكل ٢-٣).

أما أعضاء جنسين استثنائيين آخرين **Zegalerus and Sigapatella** فلهما بالمثل أصداف ملتفة، ولكن موضعيهما الواقع في جذر ترتيب البطلينوسات، يجعل من العسير إلغاء احتمال أنهما- ببساطة- احتفظا بحالة الصدفة الحلزونية من سلف سابق من البطلينوسات، فإذا كان سلف البطلينوسات ملتفًا فإن أقل التفسيرات تعقيدًا للتصنيف الموضح في الشكل ٢-٣ يشير بفقدان الالتفاف لمرة واحدة في مقابل اكتسابه مرتين خلال تاريخ البطلينوسات، على حين إذا كان السلف غير ملتف فإن أبسط تفسيرات التصنيف وأكثرها اختزالا، يدل على عدم فقدان الالتفاف في أي يوم من الأيام، مع اكتسابه مرتين عبر التطور.

وفي كلتا الحالتين، فإن وجود الالتفاف في بعض أنواع البطلينوسات يعكس بوضوح تكرار تطور حالة مركبة للسلف. وعلى الرغم من قلة الأصناف الملتفة وتباعدها في التصنيف الأحيائي فإنها موجودة، ومجرد وجودها يؤكد انتهاك قانون "دولو".



شكل ٢ ـ ٣

تصنيف خواص تطوري جزيني لحوالى ٨٠ نوعا من عائلة البطلينوسات الشبيهة بالخف (كولين وسيبرياني ٢٠٠٣).

وتبدو البطلينوسات الملتفة من الخارج شبيهة بأبناء عمومتها غير الملتفة، ولكن تكشف القطاعات الميكروسكوبية العرضية **Cross-sections** عبر صدفاتها الشبيهة بالخيام عن بنية حلزونية داخلية تبدو على الأقل ظاهريًا مشابهة لتصميمات معظم الرخويات ذوات الأرجل البطنية الأخرى ممن لها تصميم ملتف أو على هيئة أنابيب، ونظرًا إلى عدم معرفة الأساس الجيني لظاهرة الالتفاف في البطلينوسات فإن أية اقتراحات بشأن آليات عودة تطور الالتفاف، تبقى محل جدل حتى الآن، وعلى أية حال، فقد أثار "كولين وسيبرياني" احتمالاً تطوريًّا مثيرًا للجدل؛ فقد لاحظا أن للعديد من أنواع البطلينوسات المتفرقة في التصنيف الأحيائي يرقات تعيش بحرية عالقة في المياه، ولها أصداف ملتفة، ولكن لا تستمر هذه الحالة معها حتى مرحلة البلوغ (وهي المرحلة السابقة دراستها في معظم الأبحاث المتعلقة بالتصنيف التطوري للبطلينوسات)، وعلى ذلك فيحتمل أن الأصداف الملتفة للحيوانات البالغة من كل من **Trochita** و**Zegalerus** و**Sigapatella** تطورت من خلال آلية "هيتيروكروني" **Heterochrony**؛ أي بتغيير بسيط في توقيت النمو الذي نتج عنه في هذه الحالة الإبقاء على حالة يرقية معقدة مكتسبة من أنواع السلف، واستمرارها خلال مرحلة البلوغ في أصناف النسل. فإذا صح ذلك فإن أي انتهاك لقانون "دولو" في هذه الحالة يمكن اعتباره مجرد تجاوز صغير للمسيرة التطورية؛ أي مجرد مخالفة تطورية بسيطة.

المزيد عن أشكال أصداف القواقع

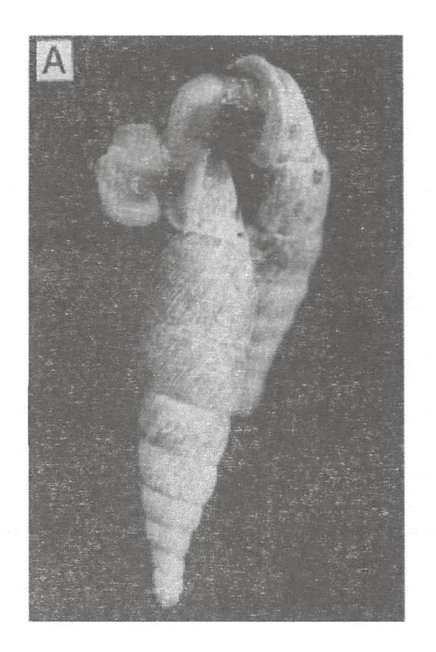
كما تم توضيحه في الجزء السابق، فإن لمعظم الرخويات ذوات الأرجل البطنية مأوى متكلسا وجسما ملتويا يتناسب معه، ومثل السلالم الحلزونية التي تتسع

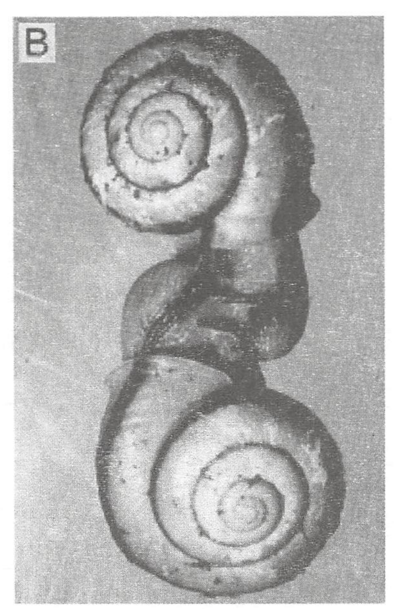
مع هبوطها فإن الصدفة المجوفة تلتف حول محور مركزي Columella يبدأ (تطوريًا ومكانيًا) كحلزون ضيق، يأخذ في الاتساع حتى ينتهي بفتحة أوسع كثيرًا، تبرز منها رأس القوقعة وأقدامها. وعند النظر إلى الصدفة من ناحية الرأس (أو من ناحية الأقدام)، فيلاحظ أن الفتحة تقع إما على الجهة اليمنى Dextral side وإما على الجهة اليسرى Sinistral side من المحور المركزي، وهذا يوثق اتجاه دوران القوقعة[1] Chirality or handedness، ولدى معظم ذوات الأرجل البطنية توجُّه نحو اليمين Right-handed (أي تلتف من اليسار إلى اليمين)، ولكن مما يثير الدهشة وجود قلة من الأصناف يمكن وصفها على أنها تمثل كلا التوجهين Ambidextrous، بما يعني في هذه الحالة وجود كل من الأصداف اليمينية واليسارية ضمن مجموعة النوع أو الصنف ذاته.

وقد أفادت الدراسات عن عدد من الأنواع بأن توجه الالتفاف يجري التحكم فيه بواسطة اثنين من الأليلات المتبادلة، (أحدهما مهيمن والآخر متنحٍّ) من أحد جينات النواة، وعلى أية حال فإن المنظومة غير معتادة في مجملها؛ حيث يتأخر التعبير عن مضمون الجينات لفترة جيل كامل؛ ذلك لأن نوعية جينات الأم هي التي تتحكم في خصائص الشكل الظاهري لجميع أفراد النسل (بدلاً من نوعية جينات النسل)، وهذا يعني أن كل الأبناء الأشقاء، أو غير الأشقاء، سيحملون طابع توجه الالتفاف نفسه (الخاص بالأم) بغض النظر عن نوعية جيناتها، وهذا يعني أيضًا أنه إذا تأسست مجموعة محلية بواسطة أم متحولة، ذات جينات تملي توجيه التفاف عكسي (مقارنة بالطبيعي)، فإن كل الجيل الجديد سيتكون فجأة بصفة مبدئية من قواقع لها توجه التفاف معاكس لباقي سلفهم.

---

(١) مثل اليد اليمنى واليسرى، تتشابهان ولا تتماثلان، وكأنهما أصل وصورته في المرآة. [المترجم]





قواقع الأرض اليابانية (أسامي وزملاؤه ١٩٩٨).

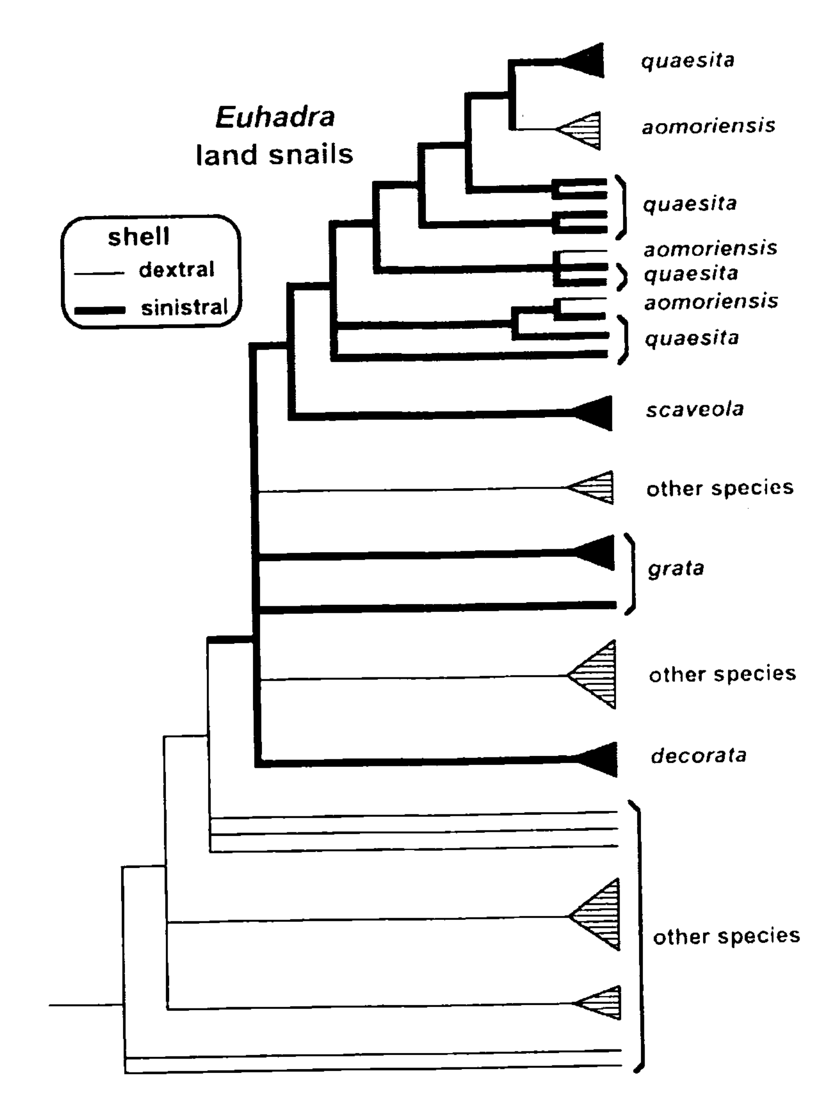
وتعد مسألة جهة الالتفاف مهمة للغاية؛ خصوصًا في أنواع القواقع المفلطحة (ذات الحلزونات الضحلة)؛ نظرًا لعملية التزاوج التي تتم وجهًا لوجه، والأمر يماثل إلى حد كبير صعوبة مصافحة اليد اليسرى باستخدام اليد اليمنى، ويجب أن يكون للقوقعتين التوجه الالتفافي ذاته، حتى تتقابل الأعضاء التناسلية من أجل تزاوج ناجح (انظر الصورة أعلاه)، ويمكن لقوقعة يمينية الالتفاف التزاوج مع أخرى يمينية أيضًا، أو يسيارية الالتفاف مع يسارية أخرى، ولكن نادرًا ما يتزاوج الأضداد، وبناءً على ذلك فإن أي وجود نادر لقوقعة يمينية الالتفاف وسط تجمع يساري الالتفاف (أو العكس) يمثل مثلبة مهمة بالنسبة إلى مسألة التكاثر؛ نظرًا إلى ندرة أقران التزاوج،، وعلى ذلك فإن مسألة الانتقاء الطبيعي ليست عادلة تمامًا فيما

يتعلق بتوجه الالتفاف، وقد قام بعض اختصاصي وضع النظريات بعمل نموذج لهذا الوضع، وبينوا أن عملية الانتقاء المعتمد على احتمالات التقابل الملائم تميل إلى إبادة الأقلية ذات التوجه الالتفافي المعاكس لأي تجمع كبير، وعلى الرغم من ذلك، وكما سبق ذكره، فإن بعض خطوط تناسل القواقع، متعددة الأشكال الالتفافية في مجملها، ويوجد مثال جيد على ذلك في قواقع الأرض اليابانية من جنس **Euhadra**؛ ويوجد في هذا الخليط ٢٠ نوعًا معروفًا؛ أربعة منها (**Quaesita**، و**Scaevola**، و**Grata**، و**Decorata**) يسارية الالتفاف، وأما الـ١٦ نوعًا الأخرى فيمينية الالتفاف، ومن أجل فهم تأريخ هذه القواقع، فيما له علاقة بالحوارات التطورية بين أشكال الالتفاف المختلفة، فقد قام أوشيما وأسامي **Ueshima and Asami** ٢٠٠٣ بتقديم تصنيف تطوري أحيائي مبني على أساس تسلسل الدنا من المايتوكوندريا **mtDNA**، وقد دلت النتائج (المتحصل عليها باستخدام أسلوب أقصى الاختزال الإحصائي) على ما يلي (شكل ٢-٤): نشأت كل الأصناف الأربعة يسارية الالتفاف، من السلف نفسه يساري الالتفاف، في ثلاث مناسبات مستقلة، وظهر بصفة ثانوية أحد الأنواع يميني الالتفاف من سلف يساري الالتفاف، وتقع كل خطوط نسل الـ**E. aomoriensis** يسارية الالتفاف، تصنيفيًا في عش داخل نوع الـ**E. quaesita** اليميني الالتفاف.

تحمل هذه الملاحظات أهمية خاصة؛ حيث إنها تشير إلى أن تفرع القواقع قد يحدث أحيانًا نتيجة التغييرات في جهة الالتفاف، وممكن أن يحدث بالتالي نتيجة تغييرات في موقع جيني واحد؛ ونظرًا لعوائق التزاوج العضوية بين يساريي الالتفاف ويمينيّه، فإن انعكاس الالتفاف يمثل عائقًا قويًا قبل الجماع، ويتسبب في هذا النوع من التفرع التطوري، ومن المحتمل أحيانًا أن تقوم إحدى الأمهات

المتحورة بشأن اتجاه الالتفاف بتأسيس مجموعة جديدة إذا احتلت مثلا أحد أطراف مستوطنة أحد الأنواع، وكما ذكرت سابقًا فإن ذريتها الأولى ستكون كلها مختلفة في الشكل، وهو ما سيكون شائعًا في هذا الموقع الجديد، وقد يلعب ساعتها الانتقاء المستند إلى احتمالات لقاء شريك ملائم للتزاوج دوره في دعم هذا الشكل الجديد من الالتفاف، ويدفعه إلى الاستقرار والثبات، وهكذا يتولد نوع جديد منعزل تناسليًا عن أسلافه.

وتحظى حالة قواقع الـ**E. aomoriensis** باهتمام خاص؛ فهناك ثلاثة خطوط أمومة على الأقل لهذا النوع اليميني الالتفاف، يقع عشها داخل حزمة السلف الأمومي يساري الالتفاف للـ**E. quaesita** (شكل ٢-٤)، ويتمثل أحد الاحتمالات (إضافة إلى غيره) أن تكون هذه الخطوط اليمينية قد نشأت مستقلة في مجموعات طرفية منعزلة من الـ**E. quaesita** في ظروف تطورية مشابهة لما ذكر سابقًا، إذا صح ذلك فتصبح قواقع الـ**E. aomoriensis** مثلاً نادرًا لأحد الأنواع الحية متعددة الأسلاف **polyphyletic**. وفي قول آخر تكون كل خطوطها التطورية الثلاثة قابلة للتناسل مع بعضها البعض (بفضل كونها جميعًا يمينية الالتفاف) على حين كونها غير قابلة للتناسل مع أسلافها الـ**E. quaesita** (جميعها يسارية الالتفاف).

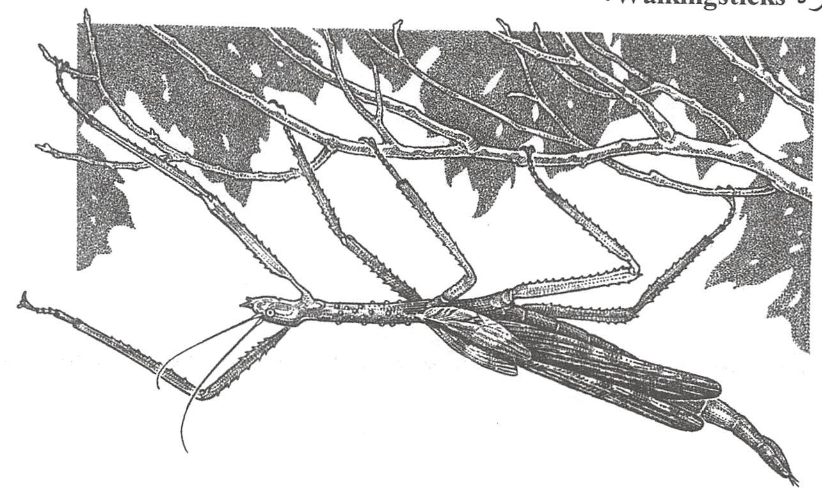


شكل ٢ ـ ٤

تصنيف خواص تطوري جزيني مبني على أساس دنا المايتوكونـدريا لحـوالي ٢٠ نوعًا من القواقع البرية اليابانية من جنس يوهادرا. ويظهر هـذا الـشكل أيضًا التاريخ التطوري المستنتج للتحولات الداخلية بـين الالتفـاف اليـساري واليميني (أوشيما وأسامي ٢٠٠٣).

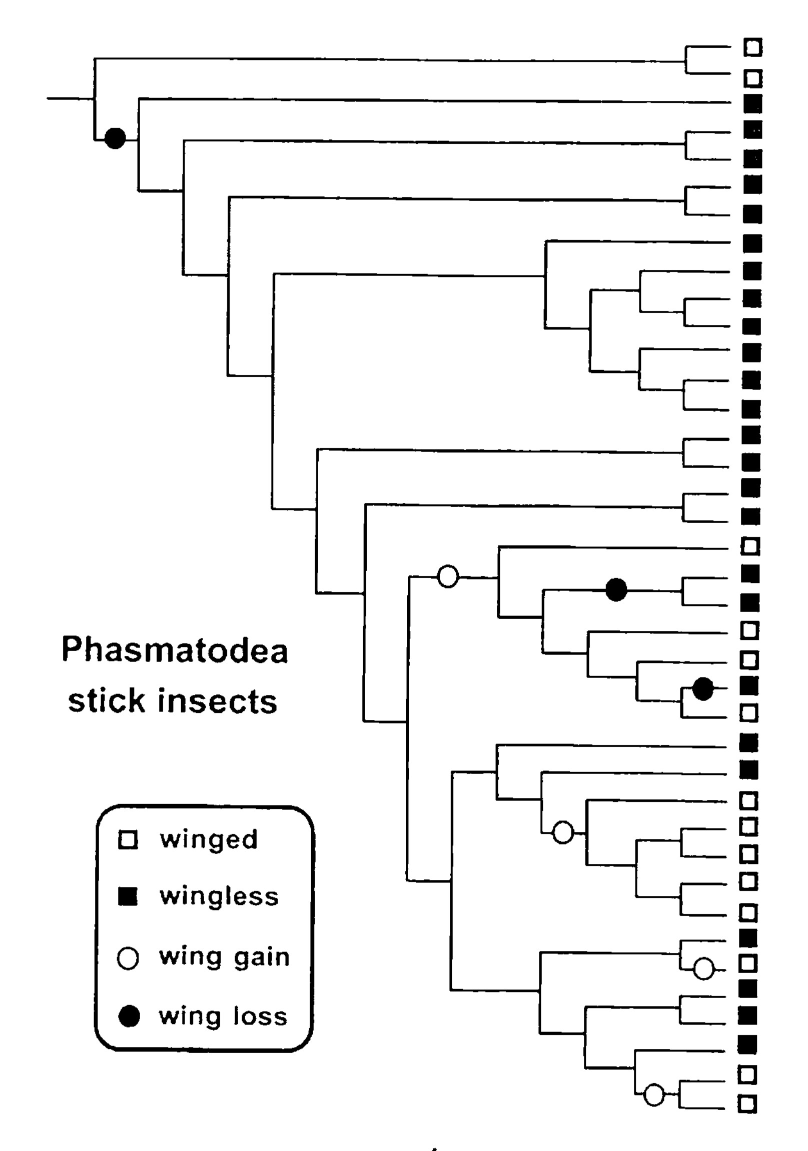
العصي السيارة المجنحة Winged walkingsticks

توجد انتهاكات واضحة ومستندة إلى إثباتات قوية لقانون "دولو"، الذي ينص على قلة احتمال استعادة التأقلمات المركبة متى ما تم فقدها في إحدى المرات، ويكمن المثل الثاني (انظر المثل الأول في مسألة أشكال القواقع المذكورة أعلاه) في فقدان الأجنحة ثم استعادتها بعد ذلك في بعض الحشرات العصوية (أشباه العصي والغصينات)، ويلاحظ أن معظم الحشرات مجنحة **Pterygotes**، وذلك لسبب جيد؛ حيث إن الطيران الفعال يساعد هذه الحيوانات على الإفلات من مفترسيها، واستكشاف موارد مجهولة؛ مما يساعدها على الانتشار في بيئات جديدة، وعلى أية حال، توجد في رتب متفرقة من فصيلة الحشرات المجنحة بعض خطوط التناسل التطوري التي فقدت أجنحتها، وتضم بعض الأمثلة المعروفة بأمثال البراغيث **Siphonaptera**، والقمل **Anoplura and Psocoptera**، كما تضم أمثلة أخرى مثل الحشرات العصوية **Phasmatodea** المعروفة عادة باسم العصي السيارة **Walkingsticks**.



والحشرات العصوية كائنات إما أرضية وإما شجرية، ويصعب التنبه إلـــى وجودها؛ بسبب أشكال أجسامها المتخفية مشابهة للأغــصان أو أوراق النباتــات، ويبدو التشابه كاملاً تقريبا، في التفاصيل المورفولوجية وحتى في الــسلوك؛ حيــث تأرجح كثير من الحشرات أجسادها بخفة، كما لو كانت أغصانا تداعبها الرياح.

وهناك أكثر من ٣٠٠٠ نوع من العصويات، مقسمة إلـــى ثـــلاث عـــائلات وحوالي ٥٠٠ جنس، ويتميز حوالي ٤٠ بالمائة منهـــا بوجـــود أجنحـــة كاملـــة، وبإمكانها المواظبة على الطيران، على حين تتميز البقية منها بوجود أجنحة جزئية **Brachypterous** أو بعدم وجود أجنحة **Apterous**، وتعيش أساسًا علـــى الأرض، ويمنح هذا التخفي (التمويه) المتميز نوعًا من الحماية النسبية من الافتراس لكل من الأنواع الطائرة، أو غير القادرة على الطيران، ويبدو أن للأنواع غير الطائرة ميزة خاصة؛ من حيث زيادة قدرتها على التناسل (تميل الإناث في الأنواع غير الطائرة إلى وضع كمية أكبر من البيض؛ نظرًا لقلة القيود نسبيًا على حجم جسمها).



شكل ٢ ـ ٥

تصنيف خواص تطوري جزيئي لـ٣٩ نوعا من حشرات العصي السيارة (من رتبة الـ"الفازماتوديا")، مطابق عليها التحولات التطورية المحتملة بين امتلاك الأجنحة وعدمها (وايتنج وزملاؤه ٢٠٠٣).

ومن أجل فهم أفضل لنمط تطور الأجنحة تاريخيًا، قام "وايتنج وزملاؤه" Whiting et al. ٢٠٠٣، بتقدير التصنيف الجزيئي المبني على أساس تسلسل الـ"دنا" المستخلص من كل النواة والمايتوكوندريا، مما يقرب من ٤٠ نوعًا تمثل معظم الـ١٩ عائلة فرعية المعروفين من الحشرات العصوية. كذلك تضمن بحثهم أنواعًا أخرى تمثل أكثر من ٢٠ رتبة أساسية من الحشرات المجنحة، بصفتها مجموعات خارجية عن مجموعة الفازماتوديا Phasmatodea، وقد أيدت تحليلات خارطة التصنيف التطوري للخواص (معروض جزء منها في الشكل ٢-٥) فكرة تطور الأشكال غير المجنحة من حالات مجنحة قرب قاعدة حزمة الفازماتوديا، كما أنه قد جرى استعادة الأجنحة في وقت لاحق، فيما يبدو من خلال أربع مناسبات مستقلة (مع ما يبدو من فقدانها مرتين)، وقد أظهرت وسائل أخرى للتحليل التصنيفي التطوري، تقديرات مختلفة قليلاً بشأن عدد مرات استعادة (أو فقد) الأجنحة، ولكن الاستنتاج الذي لا لبس فيه أن النمط الظاهري المعقد (الأجنحة) فقد في مراحل التطور ثم استعيد لاحقًا في بعض خطوط نسل معينة للحشرات العصوية.

وتختلف أسباب هذه المخالفة الصريحة لقانون "دولو" عن تلك المشار إليها في المثل السابق؛ حيث يبدو الانحراف عن المسار المعتاد لتكوين الأعضاء Heterochrony مسئولاً عن عودة ظهور أشكال ظاهرية معقدة (مثل نمط التفاف الأصداف في بعض القواقع البالغة عبر التطور؛ ففي الحالة الراهنة التي تتضمن بزوغ "العصي الطائرة" من "العصي السيارة"، يبدو من المحتمل أن مسيرة تطور الأجنحة ظلت كامنة في الجينات، ولكن جرى تقييدها في مرحلة مبكرة من خط تطور الحشرات العصوية؛ لتعود إلى الظهور مرة أخرى في مختلف الخطوط الفرعية، ويتمثل أحد التفسيرات المحتملة بشأن الإبقاء على هذه المسارت الجينية والكيميائية الحيوية، غير المستخدمة لمدد تطورية طويلة، في احتمال احتياج نمو أجزاء أخرى من جسم "العصي السيارة" إلى برنامج النمو نفسه أو ما يشابهه.

ومن المعروف مثلاً عن ذبابة الفاكهة، أن الآليات الوراثية والخلوية اللازمة لتكوين الأجنحة (التي تتضمن جينات منظمة لتكوين أعضاء كاملة Homeotic genes وتأثيرها التنموي على مناطق معينة من الخلايا الأولية Primordial cell regions غير المتمايزة، معروفة باسم الأقراص التخيلية Imaginal disks) وثيقة الصلة بالآليات الوراثية والخلوية اللازمة لتكوين الأرجل؛ بناءً على ذلك فليس من المستغرب أن تكون آليات التعليمات الجينية اللازمة لتكوين الأجنحة في الحشرات غير المجنحة، قد جرى الإبقاء عليها لفترات تطورية طويلة؛ نظرًا إلى تشابهها الشديد مع الآليات (والتعليمات) اللازمة لتكوين الأرجل، وربما تكوينات جسدية أخرى أساسية، ويحدث من آن إلى آخر في مسيرة التطور، كما في حالة بعض خطوط تناسل الحشرات العصوية، أن تستدعي الدوائر التنموية الأساسية مرة أخرى لتكوين أجنحة.

سلطعونات (سرطانات، كابوريا) النساك والملوك Hermits and Kings

أثرت الأصداف الملتفة للرخويات ذات الرجل البطنية (انظر السابق، أشكال أصداف القواقع والمزيد من أشكال أصداف القواقع) بشكل كبير على تطور تصميم الأجسام في مجموعة مختلفة تمامًا من كائنات السلطعون المعروف باسم الناسك Hermit crabs، وعلى حين تصنع معظم المفصليات Arthropods المنتمية إلى الشعبة الفرعية "القشريات" Subphylum Crustacea (الإستاكوزا Lobsters، والروبيان Shrimp، والسلطعون Crabs، وما شابهها) قشرة واقية أو هيكلاً خارجيًا يغطي معظم جسم الحيوان، فإن بطن "سلطعون الناسك" Hermit crabs، طرية وعارية، كما أنها ملتوية بشكل غير متناسق، مما يجعلها مناسبة تمامًا لاحتلال التجويف الحلزوني لمسكن السلطعون الناسك، المتمثل في

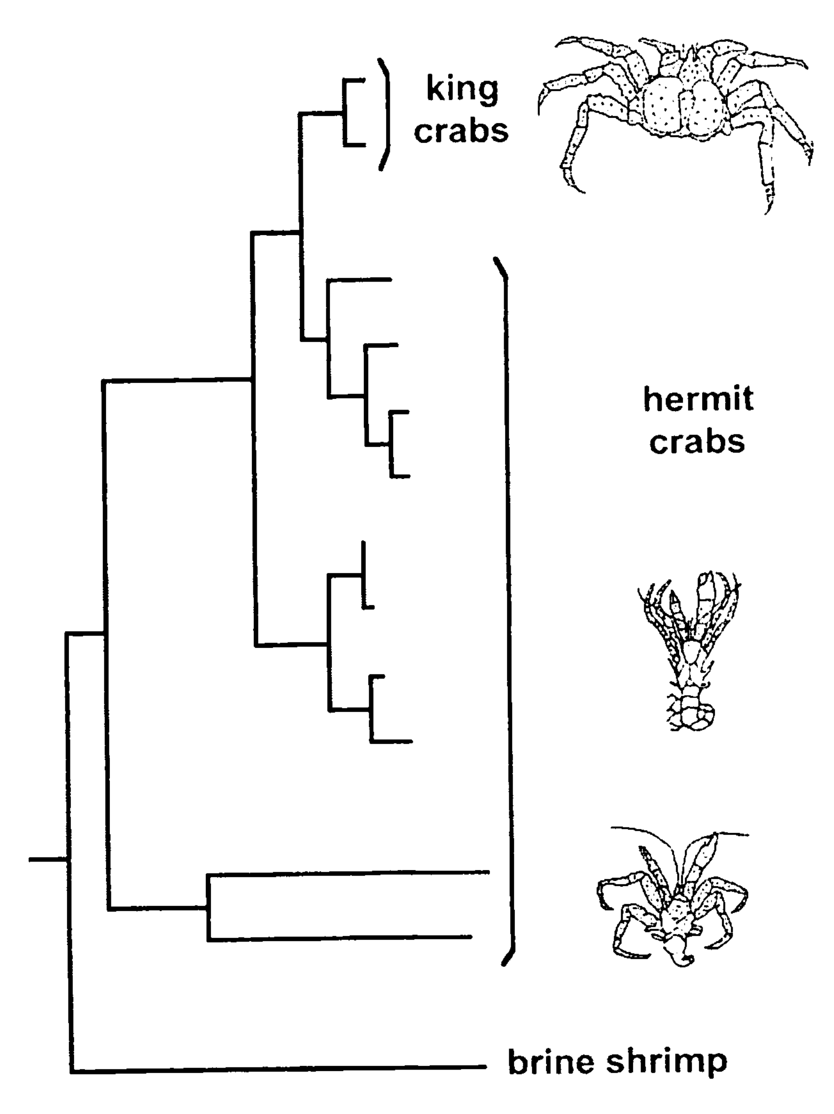
صدفة خالية من أصداف ذوي الأرجل البطنية، يتخذها السلطعون الناسك منزلا حصينا له.

وتبدأ حياة السلطعونات الناسكة كيرقات سابحة في المياه Sea-borne nauplius larvae، تبدو مثل البراغيث الصغيرة، ولكنها تستقر بعد ذلك وتجد مأواها في أصداف القواقع الخاوية، وهذه السلطعونات نشطة جدًّا في البحث عن مأوى خال لها، على أن يكون مناسبا تماما لحجمها وشكلها وشعورها، كما هي الحال مع كثير من البشر من أصحاب المنازل، فكل سلطعون منها يتطلع إلى الارتقاء بمأواه، فيقوم على سبيل المثال بمبادلة (مقايضة) مأواه الصغير بآخر أكبر جحما كلما نما، وفي كل مرة يعثر فيها على مأوى مناسب يحشر السلطعون خلفيته الصغيرة العارية في صدفة الكائن السابق تاركا أرجله ورأسه فقط بارزين من قلعته المناسبة.

وتعد هذه السلطعونات من الكائنات المنتشرة بكثرة، سواء من ناحية تنوع أنواعها الموجودة، أو من ناحية عدد أفرادها، وتنتشر تقريبا على جميع سواحل المناطق الاستوائية والحارة حول العالم، ويمكن رؤية قطعانها وهي منطلقة داخل منازلها المؤقتة ذات الأشكال الهندسية المتباينة التي حصلوا عليها من مختلف أنواع الرخويات السابقة؛ إضافة إلى ذلك تنتشر سلطعونات الناسك في سجلات الأحفورات التي تمتد إلى أكثر من ١٥٠ مليون سنة، بناءً على ذلك، فإن سياسة اقتناء مسكن للمعيشة، تبدو بديلاً ناجحا لأسلوب بناء الهيكل الخارجي بالمجهود الذاتي، الذي تتبعه معظم القشريات الأخرى.

ويعد الشكل الحلزوني لجسم سلطعون الناسك غريبا ضمن باقي السلطعونات التي تمتلك بطنا مستقيما وذيلاً - يبقى تقليديًّا - محشورا بأمان تحت صدر الحيوان، ومن المستغرب حقًّا أن للسلطعونات المسماة بالملك king crabs التابعة لعائلة ليثاديدي Lithadidae بطنا ملتويا في غير تناسق، تذكر في شكلها ببطن

سلطعونات الناسك؛ وقد أدى ذلك منذ مدة طويلة، إلى الشك في احتمال وجود قرابة لصيقة بينهما بغض النظر عن الفرق الواضح في الحجم (سلطعون الملك ضـــخم)، وأسلوب الحياة (يستوطن سلطعون الملك البحار العميقة الباردة ولا يسكن صـــدفات القواقع)، وعلى أية حال فقد بقي الأمر حتى أتيحت بيانات تحليل تتابع الـــ"دنـــا"، التي أكدت القرابة الشديدة بين النوعين، وفي واقع الأمر استخدم كننجهام وزملاؤه **Cunningham et al.** ١٩٩٢، تتابع سلاسل الـــ"دنا" من المايتوكوندريا، وبينوا أن سلطعونات الملك تحتل فرعًا عميقًا داخل شجرة التصنيف الأوســع لـــسلطعونات الناسك (الشكل ٢-٦)، ويبدو أن هذا الاكتشاف توصل إلى حل لغز سبب امـــتلاك سلطعونات الملك لجسم ملتوٍ، ومن الواضح أن حالة الجسم هذه ما هي إلا ميـــراث تصنيفي تم الإبقاء عليه من سلف سلطعون الناسك من ســـاكني أصـــداف القواقـــع الأخـــرى، إضـــافة إلـــى ذلـــك فـــإن وضـــع حـــسابات الـــساعة الجزيئيـــة **Molecular-clock** في الحسبان قاد كننجهـــام وزملاءه إلى استنتـــــاج أن التحـــول التطوري من سلطعون الناسك إلى سلطعون الملك حدث منذ حـــوالي ١٣ إلـــى ٢٥ مليون سنة مضت.



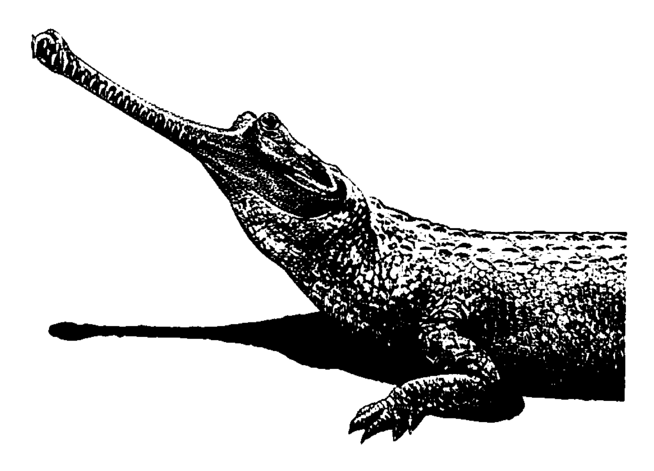
الشكل ٢ ـ ٦

شجرة تصنيف خواص تطوري لسطعونات الـ"تاسك" والـ"ملك" (إضـافة إلـى روبيان المياه المالحة كمجموعة خارجية) اسـتنادًا إلـى تسلسلات الجينـات الريبوسومية من المايتوكوندريا (كننجهام وزملاؤه ١٩٩٢).

وتطرح نتائج تحليلات تصنيف الخواص التطوري هذه السؤال الآتي بإلحاح: ما الذي حفز الكائنات في خط سلالة سلطعون الملك إلى هجر أمان أصداف القواقع؟ لا أحد يعلم على وجه التحديد، ولكن تقول إحدى النظريات المعقولة: إن أصداف القواقع نادرة نسبيًا في الظروف المعيشية في عمق البحار حيث يعيش سلطعون الملك؛ ففي غيبة ضمان كاف لمستقر آمن لابد أن ضغوط الانتقاء كانت قوية بالنسبة لسلف أشباه سلطعون الناسك، حتى يتحول إلى الشكل المعتاد للسلطعون بتغطية أجسامهم الهشة بهيكل خارجي واقٍ؛ بناءً على ذلك فإن المنطق التطوري لتقوية أجسام سلطعون الملك ودعمها (بالقشرة الواقية) يشبه إلى حد بعيد السيناريو ذاته، الذي ينطبق على السلطعونات التقليدية، ولكن مع إضافة شيء من الالتواء.

الغاريالات الحقيقية والمزيفة

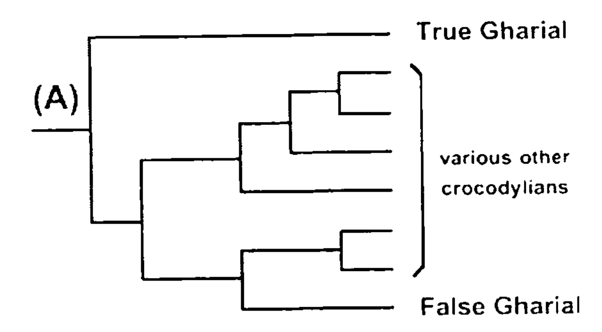
على الرغم من قيام أي من الجزيئات أو الأشكال الظاهرية برسم صور مختلفة تماما لأي مجموعة تصنيفية، فإن التناقض الواضح بين هذين المصدرين للمعلومات نادر الحدوث في الواقع، ويلقى الضوء في الأبحاث العلمية (وهذا الكتاب أيضا) على المخرجات غير المتناسقة؛ حيث تعد من المسائل المثيرة التي تجذب الانتباه بشكل خاص، ويصف هذا الجزء من الكتاب إحدى هذه المفارقات الصارخة بين أشجار التصنيف التطوري المستمدة من كل من البيانات الجزيئية والمورفولوجية، وتتضمن هذه الحالة نوعين من الغاريالات **Gharials**، (معروفين أيضا باسم **gavials**)، من رتبة **Crocodilia** (التمساحيات) التي تضم أيضا ٢١ نوعا من التماسيح، والقاطوريات **alligator** (تماسيح أمريكية)، والكيمانات **Caiman** (أشباه التماسيح، تماسيح أمريكية– استوائية).

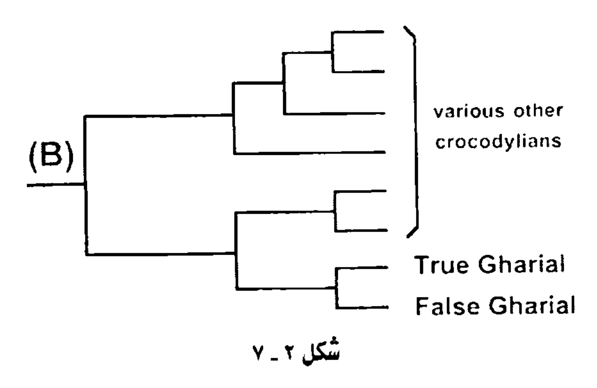


غاريال حقيقي

وتبدو الغاريالات مثل باقي أعضاء رتبة الكروكوديليا، فيما عدا أن لديها بوزًا ضيقًا ممتدًا، وتقطن الغاريالات الحقيقية (**Gavialis gangeticus**) الأنهار في شمال شبه القارة الهندية، أما الغاريالات الزائفة (**Tomistoma schlegelii**) فتقطن في مستنقعات المياه العذبة والبحيرات والأنهار في إندونيسيا وماليزيا، وكما يدل اسمها الشائع، فلم تُصنف الغاريالات الزائفة بوصفها ضمن مجموعة الغاريالات الأصيلة "جيفاليدي" **Gavialidae**، ولكن بصفتها أحد أشكال التماسيح (**Crocodilidae**) التي تطورت أسلافها بالأسلوب التقاربي حتى وصلت إلى الشكل العام للغاريالات الحقيقية، وذلك من خلال تطويرها المستقل لخرطوم رفيع طويل، وقد أقنعت هذه الاستنتاجات المبنية على تقديرات تفصيلية لعديد من الصفات المورفولوجية الأخرى، والمنطق الكلاديسي **Cladistic** (التصنيف المستند إلى علاقات النشوء والتطور)، معظم اختصاصيي الزواحف والبرمائيات، بأنه على الرغم من المظاهر الخارجية فإن الغاريالات الزائفة والحقيقية ليستا على صلة قرابة تطورية وهذه الرؤية التقليدية موجزة في الشكل ٢-٧ **A**، ثم بزغت بعد ذلك وجهة نظر مخالفة تمامًا، بناءً على تحليل تسلسل الـ"دنا" من المايتوكوندريا.

وفي ضوء الدلائل الجزيئية الحديثة فإن الغاريالات الزائفة عُدت في السابق تابعة إلى مجموعة التماسيح Crocodilidae عن طريق الخطأ، وأنها في المقابل تمثل خطًا تناسليًا (شقيقا) لصيقًا للغاريالات الحقيقية (كما هو موضح في شكل ٢-٧ B). وعلى ذلك فهناك تناقض فاضح بين الجزيئات والمورفولوجيا فيما يتعلق بالوضع التصنيفي التطوري للغاريالات الحقيقية والزائفة في شجرة التماسيح.





شكل ٢ ـ ٧

فرضيتان متفرقتان ومتنافستان بشأن وضع التصنيف التطوري للغاريالات الحقيقية والغاريالات الزائفة داخل حزمة الكروكوديليا (هارشمان وزملاؤه ٢٠٠٣). (A) السيناريو التقليدي استنادًا إلى التصنيفات التطورية المتعددة للخواص المورفولوجية، و(B) سيناريو بديل مستند إلى تحليلات تصنيفية تطورية لعديد من الخواص الجزيئية

ونظرا لأن جميع المواقع في جينوم المايتوكونديا متصلة وراثيًا وتتطور كوحدة متكاملة، فإن التصنيف المبني على دراسة دنا المايتوكوندريا يعد النموذج الأفضل لشجرة التصنيف الجيني، وقد أظهرت النظريات أن طوبوغرافيا أي شجرة تصنيف جيني (سواء من النواة أو من المايتوكوندريا) يمكن أن تختلف عن الطوبوغرافيا المتفق عليها لشجرة الأنواع لأي سبب من أسباب عدة، تصب في النهاية فيما له علاقة بأخطاء جميع العينات الجينية، وفي واقع الأمر تتضمن كثير من أشجار الجينات شجرة للأنواع الحية، وعلى ذلك يجب في الحقيقة النظر إلى أي رسم بياني لأي نوع بصفته تمثيلاً ضبابيًّا (غير محدد) إحصائي **Cloudogram** (ماديسون **Maddison** ١٩٩٧) لتصنيف شبه مستقل للجينات، وهذا يعني أن تحديد أي شجرة، استنادًا إلى شجرة مفردة مؤسسة على تحليل جيني، يمكن أن يحمل في طياته كثيرا من المشكلات، وعلى هذا الأساس فهناك احتمال كبير لخطأ تصنيف مجموعة التماسيح **Crocodilians** المبني على تحليل دنا الماتيوكوندريا، وكون التصنيف المورفولوجي هو الصحيح، وفي المقابل يحتمل أن يكون التصنيف المبني على تقدير الأشكال الظاهرية (المورفولوجية) على خطأ، وأن التصنيف على أساس دنا المايتوكوندريا هو الذي يعكس شجرة النوع بصدق. وأما الاحتمال الثالث فهو أن يكون كل من التصنيفين سليمًا ولكن فُسرت مجموعة بياناته بأسلوب خطأ، والاحتمال الرابع أن يكون كلٌّ من البيانات المتاحة في المجموعتين يشير إلى طوبوغرافيا خطأ لشجرة التماسيح.

وتتطلب التفرقة بين هذه الاحتمالات مزيدًا من المعلومات الجينية ومزيدًا من التحليلات، وفي هذه الحالة فقد تم جمع بيانات جزيئية من جينوم النواة أيضًا، ومالت جميعها إلى تأييد التصنيف المبني على تحليل دنا المايتوكوندريا؛ حيث أشارت إلى قرابة الأخوة اللصيقة بين الغاريالات المزيفة والحقيقية (كما هو

موضح في رسم ٢-٧ B)، هذا وقد تضمن أحد البحوث المحورية (هارشمان وزملاؤه .Harshman et al ٢٠٠٣) تحليلا تصنيفيًا جزيئيًا مفصلا للجين المعروف باسم c-myc proto-oncogene من داخل أنوية الخلايا. واعتقد أصحاب البحث أن الدليل أصبح قاطعا، كما أنهم أثاروا احتمالاً بأن التعارض بين البيانات الجزيئية والمورفولوجية قد يكون ظاهريًا وليس حقيقيًا؛ حيث (حسب ظنهم) إن بعض السمات المورفولوجية المستخدمة في الدراسات السابقة جرى تشفيرها أو تأويلها بطريقة غير سليمة، وعلى سبيل المثال فإن الخرطوم الطويل الضيق الموجود فقط في الغاريالات ويعتبر علامة مميزة فريدة لها، يبدو الآن- في حد ذاته- (في ضوء التصنيف الجزيئي) صفة مشتركة متوارثة، عوضًا عن كونها نتيجة لتطور تقاربي.

إذا صح كل ذلك، فمعناه أن تقدير التصنيف السابق المبني على مقارنة المورفولوجيا قد أنكر خطأ المكانة الأخوية المستحقة بين الغاريالات المزيفة والحقيقية، وبناء على ذلك. يبدو في النهاية أن الغاريالات المزيفة ما هي إلا غاريالات حقيقية، على الرغم من عدم القدرة على تسميتها غاريالات حقيقية؛ حيث إن هذا الاسم شائع بالفعل ويصعب تغييره.

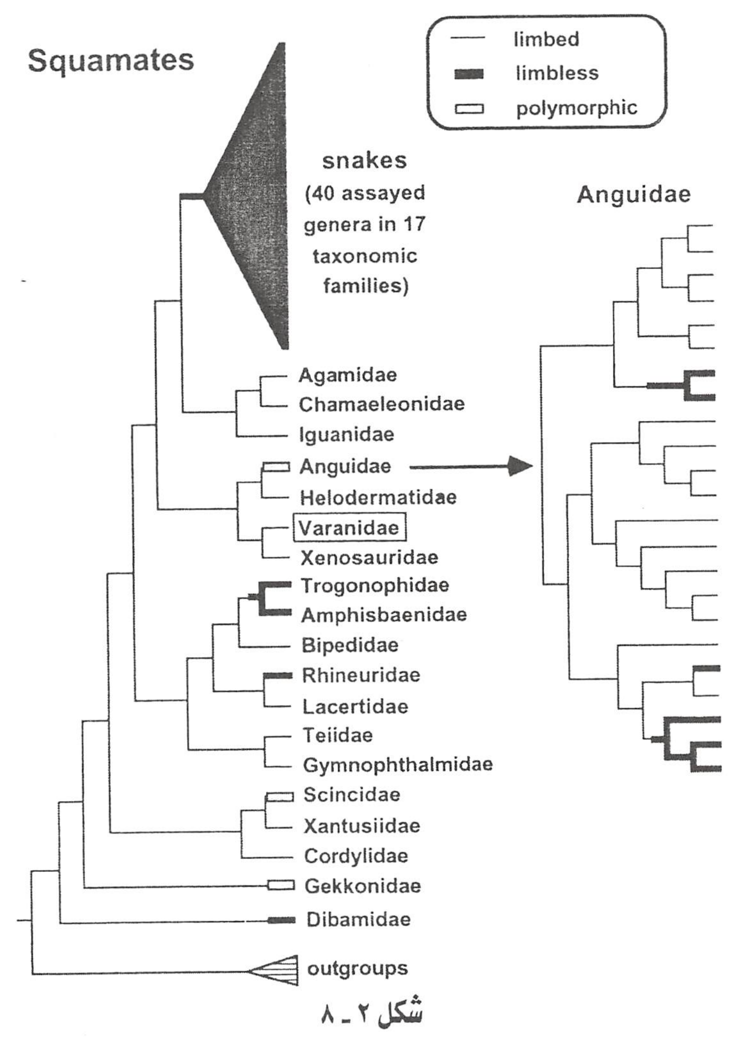
فقد الأطراف في شجرة الزواحف

كما يستدل من اسمها، فالزواحف ذوات الأربع أرجل (فقاريات من دون الأسماك) تمتلك أربعة أطراف، ولكن هذا ليس صحيحًا على طول الخط؛ ففي داخل رتبة السكواماتا Squamata (جلدها مغطى بالقشور أو الحراشف، مثل الثعابين والسحالي وما شابههما) تختفي الأرجل أو تكون مختزلة إلى حد بعيد، وعلى سبيل المثال فإن السحالي الدودية Worm-lizards (رتبة تحتية

Amphisbaenia) هي من السحالي الحفارة، وتستخدم أجسادها المشابهة للحبال والخالية من الأرجل ورءوسها المدببة؛ كي تجد طريقها في التربة، كما أن هناك السحالي الزجاجية Glass lizards (كثيرا ما تصنف ضمن عائلة الأنجويدي Anguidae)، وهي مجموعة أخرى بلا أرجل، وتشبه ظاهريًّا (على الرغم من وجود حراشف) الديدان الكبيرة؛ أما الثعابين (من الرتبة التحتية Serpentes) والتي تشمل حوالي ٢٧٠٠ نوع فلعلها أكثر الزواحف المفتقرة إلى الأرجل انتشارًا ووضوحًا للعيان، ومن بين الصفات التي تميز الثعابين الموجودة حاليًا عن غيرها من رتبة الحرشفيات المفتقرة إلى الأرجل وجود ألسنة متفرعة بشدة، وعدم وجود جفون أو آذان خارجية.

وقد قام فيدال وهيدجز Vidal and Hedges ٢٠٠٤، بجمع تسلسل الدنا من اثنين من جينات الأنوية بطيئة التطور، من أجل تقدير علاقات الحرشفيات ببعضها البعض، وتدل النتائج (الموجزة في الجزء الأيسر من الشكل ٢-٨) أن الثعابين الموجودة أحادية التصنيف، مثلها في ذلك مثل عديد من مجموعات الحرشفيات التقليدية المعروفة مثل السحالي المشابهة للإجوانا (عظاية أمريكية استوائية)، وهذا يضيف مزيدا من الثقة لتفرع بنية الشجرة الجزيئية بصفة عامة.

ومن الدلائل المستمدة من الشكل الظاهر وغيره فإن سلف الحرشفيات كان له أرجل، ويمكن تطبيق المقولة نفسها على بعض الحزم الخاصة؛ مثل الثعبانيات Serpentes والأنجويدي Anguidae الداخلين ضمن الحرشفيات (انظر الجزء الأيمن من الشكل ٢-٨)، بناءً على ذلك فإن التصنيف الجزيئي يدل على أن حالة عدم وجود أرجل هي حالة مستحدثة نشأت عدة مرات بصفة مستقلة في الحرشفيات، وقد ارتبطت حالات فقد الأطراف أو اختزالها الشديد تطوريًّا في الحرشفيات، مع زيادة طول الجسم بالنسبة إلى محيط الجسم، وكذا مع انحراف واضح نحو التحرك المتموج.



شكل ٢ ـ ٨

إلى اليسار: تقدير التصنيف التطوري لزواحف السكواماتا وغيرها من المجموعات الخارجية استنادًا إلى تسلسلات جينات الأنوية (فيدال وهيدجز ٢٠٠٤). وإلى اليمين: تصنيف تطوري جزيئي مقدر من تسلسلات جينات المايتوكوندريا من ٢٣ نوعًا من عائلة سحالي الأنجويدي (فينز وسلينجلوف Wiens and Slingluff ٢٠٠١)، يشير كل من التمثيل غير المنقح (الأيسر) والمنقح (الأيمن) للتصنيف التطوري إلى أصول تطورية متعددة لغياب الأرجل في السكواماتا.

وقد حفز وجود تناقض علمي بشأن نظريتيْن متنافستيْن حول أصول تطور الثعابين، الدراسة التي قام بها فيدال وهيدجز، وقد افترض السيناريو البري أن الثعابين انحدرت من سلف حرشفي ذي عادات للحفر أو الحفر الجزئي، والخط التناسلي الدقيق ليس محددًا بالضرورة، ولكن الفكرة العامة هي أن اختزال الأطراف ثم فقدانها بعد ذلك حدث في بعض السلف الحرشفي الذي اتخذ أسلوبا حفريًا في حياته، وفي المقابل من منظور السيناريو البحري، فقد نشأت الثعابين من سلف يعيش في الماء، وجرى تفسير كلٍ من النظرية البرية والنظرية البحرية، بصفتها تتماشى مع التفاصيل المورفولوجية المختلفة التي تشترك فيها الثعابين الحالية وأسلافها النظرية، سواء كانت برية أو بحرية، ولكن من الطبيعي عدم جواز صحة كل من النظريتين في وقت واحد (مع الوضع في الاعتبار افتراض أن الثعابين أحادية التصنيف).

وليس المنشأ المائي للثعابين باحتمال مستبعد كما قد يبدو، وهناك اليوم حوالي ٥٠ نوعا من الثعابين السامة (من عائلة هايدروفيدي **Hydrophidae**) تقطن مياه المحيطين الهادي والهندي؛ إضافةً إلى ذلك فقد حدثت ضجة علمية حديثًا عند اكتشاف بقايا أحفورية لثعابين مائية بائدة (**Pachyophiids**)، لها أطراف خلفية صغيرة ولكنها واضحة، وعلى أية حال فإن استيطان الثعابين في الماء (سواء الأحفورات أو الحديثة) لا يقطع بنشأة الثعابين في الماء؛ لأنه من الجائز أيضًا أن يكون السلف قد نشأ على الأرض ثم غزا المياه بعد ذلك.

وفي الواقع، تقول نظرية النشأة من المياه بشكل تقليدي، إن الأحفورات والثعابين الحالية تطورتا من زواحف مائية من العصر الطباشيري معروفة باسم الموساسورات **Mosasaurs**، ولا يوجد أحياء منها اليوم، ولكنها استمرت في الوجود من خلال أقاربها من عائلة فارانيدا **Varanidae** (سحالي ضخمة).

بناءً على ذلك، فإذا صحت نظرية النشأة من المياه فتكون الموساسورات والثعابين الحالية على قرابة وثيقة جدًا، وتليها السحالي الضخمة "فارانيدا" بصفتها الإخوة المباشرين لهذا الثنائي، وفي قول آخر: يجب أن تكون الثعابين نوعا متطورًا من سحالي الفارنيدا، وعلى أية حال فقد بينت نتائج التصنيف التطوري الجزيئي (فيدال وهيدجز) أن الفارنيدا لا يجوز اعتبارها سلفًا ولا حتى إخوة مباشرة للثعابين (شكل ٢-٨)، وبناء على تفسيرهما فيبدو أن سلسلة التطور المقترحة من الموساسورات إلى الثعابين المائية المبكرة قد انقطعت، ومن ثمّ رُفضت النظرية الأصلية بصفة مبدئية، بشأن منشأ الثعابين من سلف مائي في الأساس.

ومع وضع طبيعة الشد والجذب في الجدل القائم حول "البر أولاً" في مقابل "البحر أولاً" في الحسبان، فإنني أشك في أن النتائج الجزيئية المذكورة أعلاه ستكون نهاية المطاف في هذا الأمر، وحتى لو صح سيناريو المنشأ البري للسلف. فسيظل هناك الكثير عن معرفة تفاصيل سلف الثعابين وأشكاله المورفولوجية وأسلوب حياته، وفي جميع الأحوال، فإن ما يبدو واضحا من تصنيف الحرشفيات هو القبول الظاهري الذي قبلت به مختلف الزواحف التخلي عن أطرافها الحركية التي تعتبرها معظم ذوات الأربع مهمة للغاية.

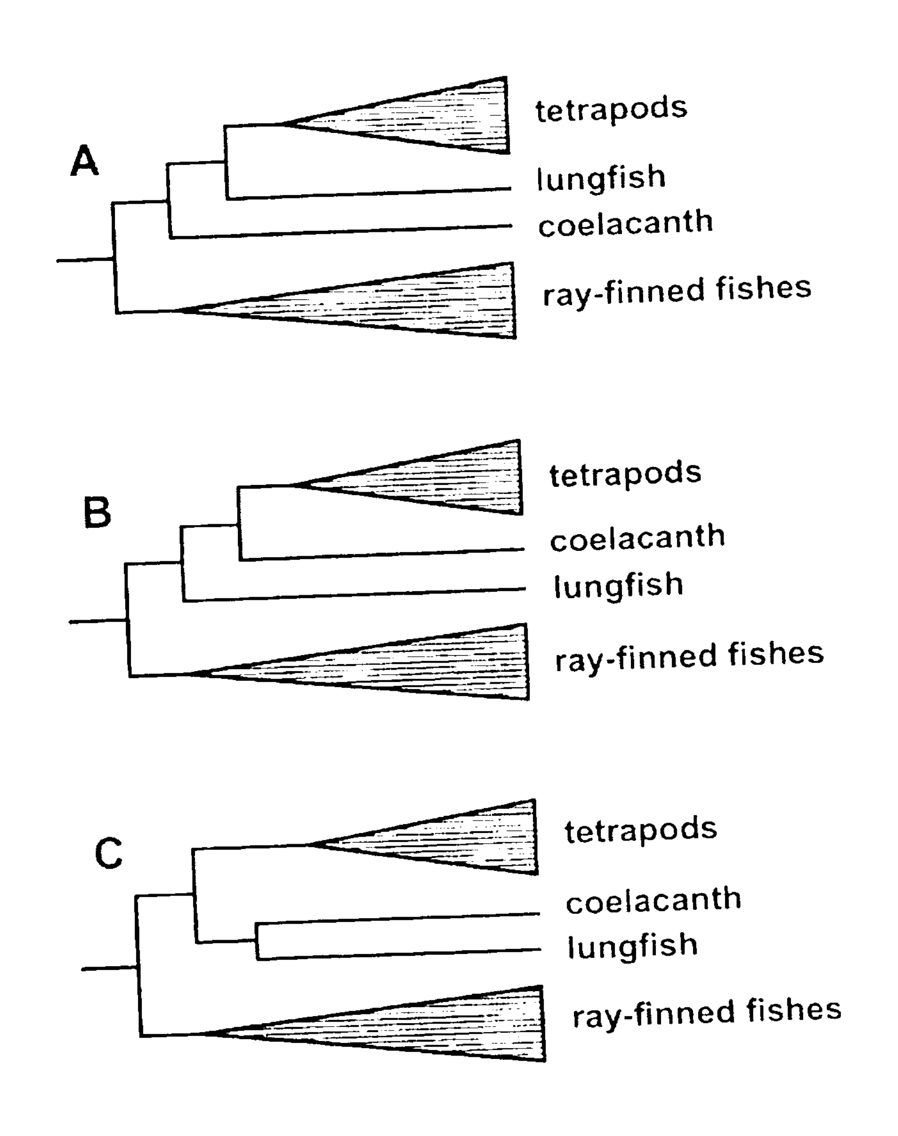
نشأة ذوات الأربع من الأسماك

زحفت الأسماك الشبيهة بالبرمائيات ببطء من البحار الأولية أو البحيرات؛ لكي تصبح أول ذوات أربع في العالم (فقاريات برية) منذ حوالي ٤٠٠ مليون سنة، ويشير سجل الأحفورات إلى أن الزعانف اللحمية، الصدرية والحوضية لهذه

الأسماك ذات الزعانف الفصية (الفصيلة التحتية ساركوبتيريجيان Sarcopterygii)، كانـت مختلفـة تمامًـا عـن أقاربهـا ذوي الزعـانف الـ"شـعاعية" "راي" Actinopterygii Ray finned، وتضم هذه الزعانف الفصية، تشكيلاً عظميًّا معقدًا بداخلها؛ مما جعلها تبدو وتعمل مثل أطراف أولية. ثم بدأت البرمائيات التي تحولت إليها هذه الأسماك المدهشة في التشعب تدريجيًا حتى انتهت بعض خطوط النـسل إلى الزواحف (التي انبثق لاحقًا من بعض مجموعاتهـا الفرعيـة، كـل الثـدييات والطيور)، وبناءً على ذلك، ومن منطق التصنيف التطوري، يمكن بثقة اعتبار كـل ذوات الأربع أسماكًا محورة Sarcopterygian.

انتشرت الساركوبتيريجيان السمكية وتشعبت بكثرة في مجموعات مختلفـة، ويجري تمثيلها على أفضل وجه في مجموعات الأحفورات القديمة، والتي تـسمى أحيانًا في مجملها باسم ريبيديستيانز Rhipidistians؛ وقد اندثرت معظـم خطـوط نسل أنواع أسماك الساركوبتيريجيان من مئات الملايين من السنين، ولكن قلة ثمينة منها ما زالت تعيش حتى اليوم، ويتمثل أولها في الأسـماك الرئويـة lungfishes "ديبنوي" Dipnoi، بإجمالي حوالي ستة أنواع في ثلاث قارات جنوبية (أسـتراليا، وأمريكا الجنوبية، وأفريقيا). ومن بين هؤلاء تتمتع الـسمكة الرئويـة الأسـترالية Neoceratodus forsteri باهتمام خاص؛ من حيث شكل جسمها العام (على أقـل تقدير) الذي يشبه كثيرًا سلفها المنقرض من ذوات الأربع (التترابود) Tetrapod.

ومن بين أسماك الساركوبتيريجيان الموجودة الأخرى السمكة المشهورة سيلاكانث Coelacanth التي سميت مبدئيًّا باسم لاتيميريا شالومني Latimeria chalumnae (وقـد تكون في الحقيقة مركبة من نوعين متقاربين من المحيط الهندي والمياه المجـاورة له). وقد ظن سابقًا أن السيلاكانث اندثرت منذ حوالي ٦٥ مليون سنة، ولذلك فـإن إعادة اكتشافها في عام ١٩٣٨ أصاب العالم العلمي بإثارة فائقة.



شكل ٢ ـ ٩

ثلاث فرضيات بديلة لجذر التصنيف التطوري لـذوات الأربـع (استـنادًا إلـى الرسوم التوضيحية من ماير وويلسون ١٩٩٠ Mayer and Wilson).

وتعد أسماك السيلاكانث والأسماك الرئوية الموجودة كنوزًا بيولوجية؛ لأنها تضرب أمثلة حية على شكل سلف "التترابود" العام وسلوكه؛ إضافةً إلى ذلك، فإنها تملك دنا مناسبًا لإجراء التحليلات، وقد أثار هذا الكنز من المعلومات الجزيئية اهتمامًا كبيرًا بالتساؤل عن أقرب الأقارب للتترابود، وهل هي أسماك السيلاكانث أم الأسماك الرئوية؟ وفي واقع الأمر توجد ثلاث نظريات (انظر الشكل ٢-٩). فإما أن الأسماك الرئوية إخوة للتترابود، وإما أن السيلاكانث إخوة للتترابود؛ أو أن كلاً من الأسماك الرئوية والسيلاكانث شعبة شقيقة للتترابود.

وتعد التفاصيل المورفولوجية دلائل غير حاسمة لهذه الاحتمالات؛ حيث إن بعض التفاصيل التشريحية (مثل وجود: عظمة اتصال (لامية) فكية **Hyomandibular bone**، وزردمة **glottis** (جهاز إصدار الصوت)، وفتحات أنف داخلية، وتجمع (جسم) شرياني في القلب **Truncus arteriosus**، والتحام عظام الحوض)، تبدو أنها توحد بين الأسماك الرئوية والتترابود، واستبعاد السيلاكانث.

هذا على حين أن بعض السمات التشريحية الأخرى (مثل وجود التقاء ليمفاوي داخلي **Endolymphatic commissure**) تميز السيلاكانث والتترابود، وغير موجودة في الأسماك الرئوية، هذا بالإضافة إلى أمور أخرى (مثل وجود مستقبلات كهربائية على المقدمة أساسا، ووجود حاجز يفصل بين نصفي الدماغ) توجد بين الأسماك الرئوية والسيلاكانث وتستبعد التترابود، وكل الصفات المورفولوجية المذكورة أعلاه تغيب أيضا (أو موجودة في شكل بديل) في الأسماك ذات الزعانف الشعاعية؛ وعلى ذلك، ومن منظور التقييم الظاهري، يمتلك كل نوع بعض الصفات التي تبدو مشتركة أكثر من كونها سمات موروثة عن أصناف سالفة. وعلى أية حال فليست كل الصفات المذكورة عاليه يمكن الاعتداد بها كصفات متشابهة تطورت من السلف؛ لأن الحزم التي تمثلها مبدئيًا لا تتفق مع بعضها البعض، ومن هنا كانت المتاهة التصنيفية التي يرجى حلها من خلال البيانات الجزيئية.

وقد تجمعت ثروة من تحليل المعلومات الجينية (تسلسل كامل لدنا المايتوكوندريا، وكذا تسلسلات الدنا من مواقع نووية كثيرة) من أسماك السيلاكانث؛ والأسماك الرئوية، ومختلف الأسماك ذوات الزعانف الشعاعية، والتترابود، ومن المثير للدهشة أن النتائج الحالية لا ترقى للتأكد؛ على الرغم من إضفائها بعض الدعم للنظرية (٨) في الشكل ٢-٩؛ بناءً على ذلك فمن بين الأسماك الحالية تبدو الأسماك الرئوية أقرب قليلاً من الناحية التصنيفية للفقاريات البرية من غيرها من المجموعات، وبغض النظر عن حقيقة تفرع شكل التصنيف فإن البيانات الجزيئية تشير بقوة إلى أن "العقد الداخلية" الثلاث في شجرة التطور في الشكل٢-٩، لابد أنها كانت قريبة زمنيًا إلى حد كبير في الزمن التطوري.

وإضافة إلى أهميتها الأكاديمية فإن التحليلات التصنيفية التطورية لمنشأ التترابود توضح مسألة أوسع بشأن خرائط تصنيف الخواص، وهي إمكانية اعتماد التفسير السليم لتطور حالات الأشكال الظاهرية- بشكل حيوي- على التحديد الدقيق لبنية التصنيف الجزيئي. فإذا كانت الأسماك الرئوية إخوة حقيقيين لمجموعة التترابود إذا فوجود الزردمة (جهاز إصدار الصوت)، والتحام عظام الحوض، وبعض الخصائص الأخرى (ذكر بعضها سابقًا) أشكال متشابهة تطورت Synapomorphies عن السلف، ونشأت بعد انفصال السلف التترابودي للأسماك الرئوية، عن قطيع أسماك سابق، وبتقدير الأمور ظاهريًا فإن هذا يعني أن عديدا من الخصائص التصنيفية الأخرى قد يكون خادعًا.

وعلى سبيل المثال، فإن وجود كل من المستقبلات الكهربائية الموجودة بصفة أساسية على مقدمة الرأس، والحاجز الفاصل بين نصفي الدماغ، لا يعتد بهما لتحديد حزم الأسماك الرئوية – السيلاكانث. ولعل هذه الصفات المشتركة ظهرت في سلف من الساركوبتيريجيان، ولكنها فقدت بعد ذلك من سلف أكثر قربا لفريق التترابود، أو ربما جرى اكتساب هذه الصفات بصفة مستقلة في خطوط نسل كل من الأسماك الرئوية والسيلاكانث.

ويبقى احتمال وجود ترتيب تصنيفي سليم مختلف من الموضح في شكل ٢-٩؛ حيث يجب فيه مراجعة كل تفسيرات خرائط التصنيف التطوري للخواص المبدئية المذكورة عاليه مرة أخرى. أما المسألة الأوسع، الممثلة بأسماك الساركوبتيريجيان، فهي ضرورة إعادة النظر في كيفية تطور تصنيفات السمات في بعض الأحيان، كما تقضي بذلك بعض التغييرات الطفيفة في الخلفية الطوبوغرافية لشجرة التصنيف.

تأملات حول الباندا

تظهر بعض الكائنات تشكيلات محددة من الصفات التشريحية أو السلوكية بحيث تتلخص معضلة التصنيف في التعرف على مجموعات الأصناف العظمى التي تنتمي إليها على أفضل تقدير، وقد انشغل فكر العلماء على مدى حوالي ١٤٠ سنة بشأن الألغاز المتمثلة في النوعين العالميين لحيوان الباندا: الباندا العملاقة **Ailuropoda melanoleuca** والباندا الأصغر أو الحمراء **Ailurus fulgens**، وكلاهما يقطن الصين، وعلى الرغم من أنهما يقتاتان على النباتات فإن هناك بعض الشك في انتمائهما إلى رتبة أكلي اللحوم. وهنا تنتهي اليقينيات.

وفي عام ١٨٦٩ قدم الأب أرماند دافيد **Armand David**، عضو البعثة التبشيرية واختصاصي العلوم الطبيعية، أول وصف علمي للباندا العملاقة، وأسماها "أورسوس ميلانوليوكا" **Ursus melanoleuca** ومعناها "الدب ذو اللونين الأبيض والأسود"، ويبدو الحيوان ظاهريًا كالدب (عائلة أورسيدي **Ursidae**)، ولكن له صفات عديدة لا تشبه الدب بحال من الأحوال: أسنان مفلطحة فقط (أي بدون أنياب)، ووجبات عشبية فقط (من نبات البامبو)، وعدم السُّبات الموسمي، وصوت ثغاء حزين (مثل الماشية)، و"إبهام" متقابل (هو في حقيقته عظمة الرسغ محورة)؛ بحيث يسمح للحيوان بالقبض على الأغصان الصغيرة.

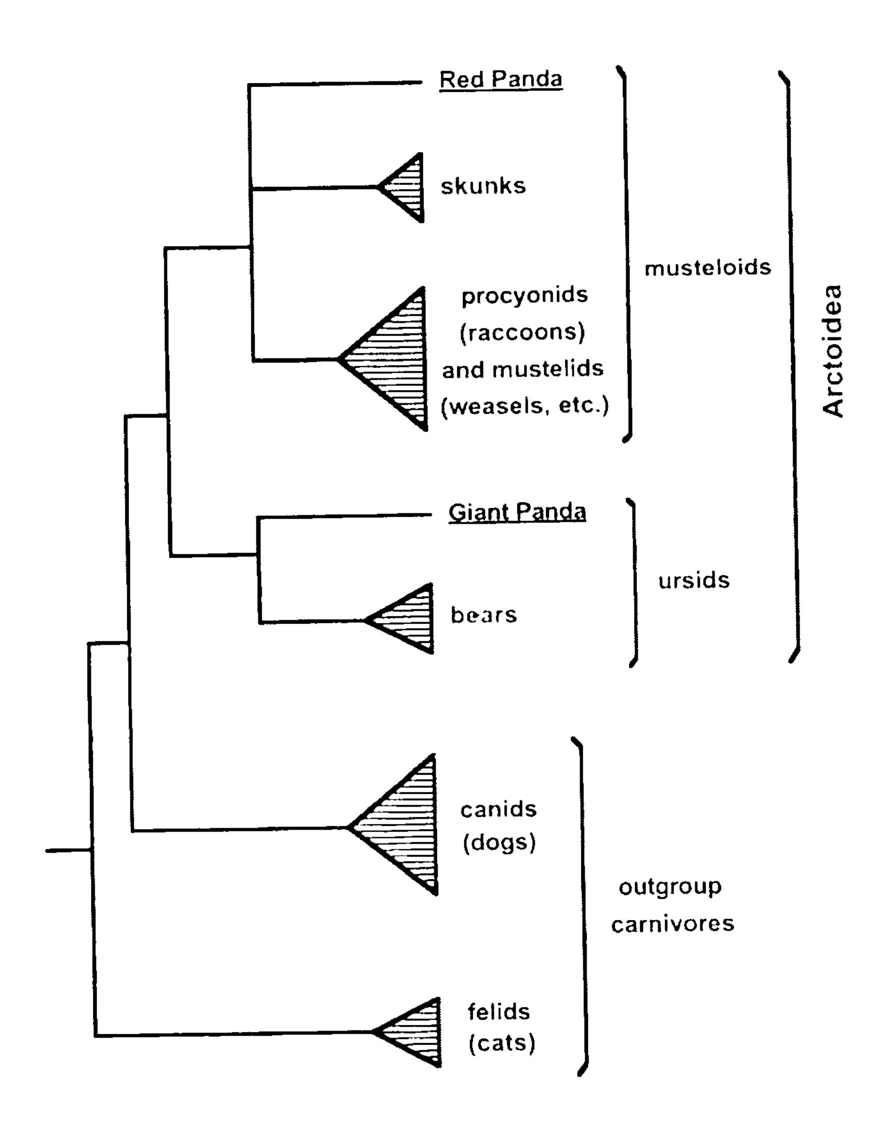
وقد أرسل دافيد هيكلاً عظميًا للباندا العملاقة Giant Panda إلى إحدى الكليات العلمية (ألفونس ميلن – إدواردز Alphonse Milne-Edwards)، التي خلصت إلى أن الحيوان أقرب إلى الباندا الحمراء Red Panda، التي كان يعتقد أيامها أنها تنتمي إلى عائلة الراكون Raccoon بناء على ذلك قامت الكلية بتغيير الاسم العلمي من أورسوس (دب) Ursus إلى أيلوروبودا Ailuropoda، ولم تنته المسألة عند هذا الحد، فبعد مضي أكثر من قرن من الزمان، وعلى الرغم من صدور أكثر من أربعين بحثًا مورفولوجيًا عن الموضوع، فلم يظهر أي اتفاق علمي واضح بشأن سلف الباندا العملاقة.

وعلى صعيد آخر، فلم تكن العلاقات التصنيفية للباندا الحمراء أقل جدلاً؛ فقد دار الجدل الصاخب عما إذا كان هذا النوع أقرب ما يكون إلى الدببة Ursidae، أو بروسيونتيدي Procyonidae ، أو مستيليدي Mustelidae (مثل العرسة Weasels والقضاعة Otters أو الغرير Badgers أو الشره Badgers أو Wolverines)، أو إلى المستيلويدي Musteloidea (مثل Procyonids + Mustelids بما في ذلك الظربان Skunks)، أو بينيبيديا Pinnipedia (مثل الفقمة seals أو أسد البحر Sea lions أو Walruses)، وتوضع كل هذه الأصناف تقليديًا ضمن (أو في حالة Pinnipedia تصنيفيًا بجوار) العائلة الكبرى أركتويدي Arctoidea.

وفي الواقع، فإن المجموعات اللاحمة الحالية التي لم يتم نسبها عن قرب بصورة جدية إلى الباندا الحمراء، أعضاء في عائلات كبرى بعيدة عن النسب الكلبية كانويدي Canoidea (مثل الكلاب والثعالب، والذئاب وما شابهها)، والفيلويديا Feloidea (مثل القطط Cats، والزباد Civets، والنمس Mongooses، والضبع Hyenas).

ولم يبدأ تاريخ انتساب الباندا الجيني في الاتضاح حتى منتصف الثمانينيات، وقد جاءت أجود الإشارات التصنيفية التطورية وأرقاها من الباندا العملاقة،

وقد جاء الاتفاق العام استنادًا إلى التنوع الاستثنائي للتقنيات البحثية وثراء نتائجها (بما في ذلك تحليل البروتينات، والمقارنات المناعية، وتهجين الدنا، وتحليل تسلسل الدنا المباشر لعديد من الجينات)؛ حيث تمثل الباندا العملاقة خطًا تناسليًا، انشق ربما منذ ٢٠ مليون سنة، عن الدببة الأولى **Proto-bears** في وقت مبكر من خط الدببة **Ursid lineage**، وفي قول آخر: إن الباندا العملاقة في حقيقتها "دب"، إلا أن أجداده تفرعت مبكرًا جدًا في رحلة تطور الأورسيد (الدببة)، هذا ولم تتح حتى الآن صورة واضحة مثل ذلك بالنسبة للباندا الحمراء، على الرغم من نمو كمية المعلومات الجزيئية، وعلى أية حال فقد تم استبعاد احتمالين سابقين، وهما: أن الباندا الحمراء نوع شقيق للباندا العملاقة، وأن الباندا الحمراء جزء من حزمة الأورسيد، وفي المقابل فقد بات من شبه المؤكد أن هذا النوع يتبع المستيلويدي **Musteloidea**.



شكل ٢ ـ ١٠

تصنيف تطوري للباندا وما شابهها كما قُدرت حديثا من بيانات جزيئية (فلين وزملاؤه .Flynn et al ٢٠٠٠).

وقد ضمت النتائج الجزيئية لنوعي الباندا؛ من أجل الحصول على تصنيف مركب مبدئي (الشكل ٢-١٠) عن اللواحم التي سبق وضعها في الأركيتويدي **Arctoidea** (ولم يوضع مكان البينيبيديا **Pinnipedia** في الشكل؛ توخيا للبساطة)، ويتضح أن حزمة الموستيلويد **Musteloid** منفصلة بوضوح عن حزمة الدببة (أورسيد)، وتتضمن داخلها ثلاثة خطوط تحتية: الظربان **Skunks**، **Procyonids + Mustelids**، والباندا الحمراء **Red Panda**. وتدل التحليلات الإحصائية على أن الترتيب الدقيق لتفرع هذه الخطوط الثلاثة لم يتم حسمه من واقع البيانات الجزيئية، ويترك هذا الجزء من التصنيف- على الأقل في الوقت الحالي- وله تقسيم ثلاثي غير محدد.

وعند وضع الخصائص التشريحية والسلوكية لكل من الباندا العملاقة والباندا الحمراء، في عين الاعتبار من منظور هذا التصنيف الجديد للأركتويدي **Arctoidea**، يتضح ساعتها مدى خطأ التسمية الشائعة لكليهما، كذلك يظهر بشكل أوضح أن مختلف الصفات المورفولوجية والسلوكية التي يتفرد بها الباندا العملاق. وتلك التي تتفرد بها الباندا الحمراء، إنما هي خصائص مستقلة، تطورت في كل منهما عبر الفروع الطويلة في شجرة الأركتويدي؛ وبناء على ذلك فبالاستفادة من النظرة العميقة للتصنيف الجزيئي، أصبح سبب البلبلة السابقة بشأن تصنيفهم أقل غموضا. جدير بالذكر أن وجود أي صفة ذاتية منفردة إلى حد كبير في خط تطوري واحد قد لا تفيد إلا أقل القليل بشأن العلاقات مع الخطوط الأخرى التي تفتقر إلى هذه الصفة.

-دنا- الأحفورات والنسور البائدة

يعتمد تقدير التصنيف في العادة على تسلسل الدنا المستخلص من الأنواع الحية، ولكن يمكن أيضا في بعض الحالات الخاصة استخلاص تسلسل الدنا من الأحفورات **Fossils** المصونة جيدا، ويتحلل الدنا بسرعة بعد وفاة نبات أو حيوان،

ولكن تحت بعض ظروف الوفاة السريعة الاستثنائية؛ مثل التجمد في درجات حرارة منخفضة، أو التركيز العالي للملح، قد تبقى بعض جزيئات الدنا متماسكة نسبيًّا لفترات قد تصل إلى مائة ألف سنة (على أقصى تقدير)، ومع ابتكار الجهاز المعملي عالي التقنية، المعروف باسم جهاز تفاعل سلاسل البوليميريز **PCR Polymerase chain reaction**، استطاع العلماء حاليًّا استخلاص تسلسلات قصيرة من دنا الأحفورات، وتكبيرها وتحليلها؛ مثل العينات المستخلصة من المومياوات المحنطة، أو بقايا الجثث المجمدة، أو الجلود المملحة المحفوظة في المتاحف، أو نخاع العظام غير المهشمة، وبطبيعة الحال فإن دراسة الدنا القديم أو دنا الأحفورات أطلق العنان لتخصص كامل جديد؛ ألا وهو علم الإحاثة الجزيئي **Molecular paleontology**.

وقد وفر التحليل التصنيفي التطوري لدنا الأحفورات- في بعض الأحيان- رؤية تطورية عميقة، لم يكن بالإمكان التوصل إليها من خلال الدراسات الجزيئية للأنواع الحية وحدها، وقد قدم مايكل بنس وزملاؤه **Michael Bunce** ٢٠٠٥ مثلاً رفيعًا في دراستهم الحديثة لواحد من أكبر الطيور القادرة على الطيران التي عرفها العالم على الإطلاق، وهو نسر نيوزيلاندا البائد "هاست" **Haast's Eagle** (**Harpagornis moorei**).

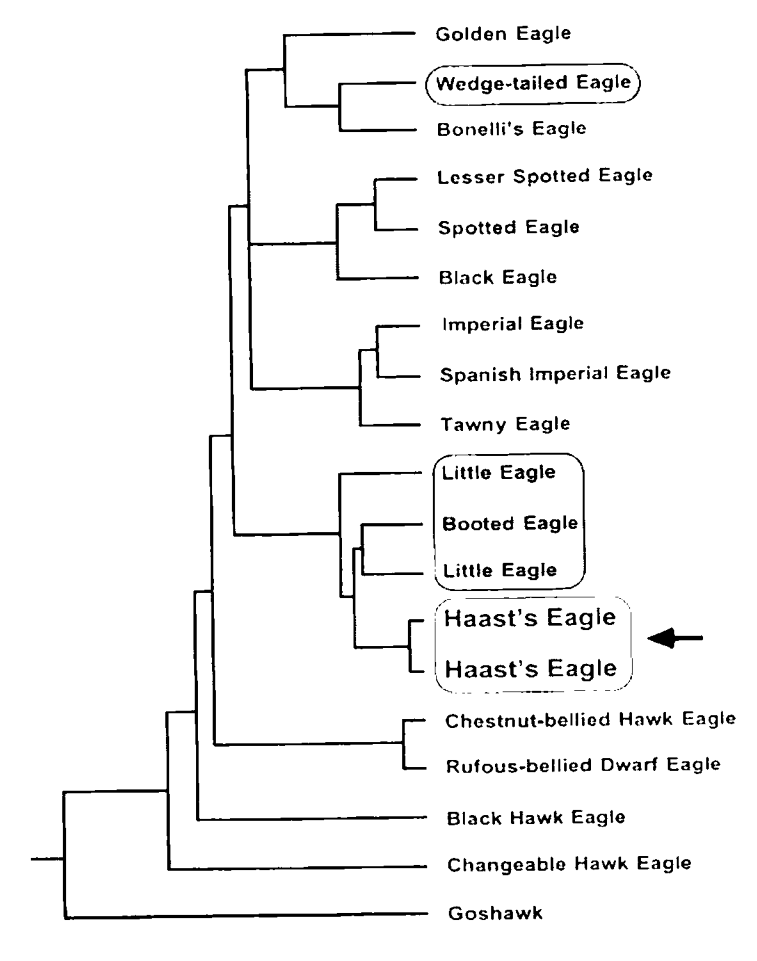
ظلت نيوزيلندا بصفة خاصة مسرحًا مدهشًا للتطور؛ نظرًا إلى طوبوغرافيتها المتباينة، وطول فترة انعزالها المادي عن أستراليا وباقي قارات جنوب الكرة الأرضية، وعلى سبيل المثال فإن الغياب الكامل لأي ثدييات مفترسة في نيوزيلاندا، كان ولاشك عنصرًا مهمًّا لدعم تطور مجموعة متنوعة واسعة من الطيور التي لا تطير (انقرض معظمها الآن)، وقد تراوح مداها من طائر الصعو الضئيل **Wren**، إلى البط الذي لا يطير، وطيور الأهوار **Rails**، والغراب الضافر **Wattled crows**، وطيور الكيوي **Kiwis**، وطيور الـ"ماو" العملاقة **Gigantic Moas** (وكان بعضها يبلغ ثلاثة أضعاف وزن النعامة)، وكان هناك حوالي ٢٠ نوعًا مستوطنًا من طيور الـ"ماو" وحدها، قبل انقراض آخرها عقب

استيطان سكان جزر بولينيزيا في نيوزيلاندا منذ حوالي ٧٠٠ عامًا، وكانت طيور الـ"ماو"، في قمة آكلي النباتات في الجزيرة، وتحتل المستوطنات الإيكولوجية للثدييات آكلي النباتات (مثل الكانجارو والغزلان البرية) التي تقطن مساحات كبيرة.

وكان نسر هاست نوعًا آخر من طيور نيوزيلاندا العملاقة، ويصل وزن جسم الطائر البالغ ١٠ – ١٥ كيلو جرامًا، وتصل المسافة بين طرفي جناحيه المنبسطين ٢ – ٣ م، ويصل طول كل مخلب إلى أكثر من ١٠سم، ويبدو أنه تخصص في افتراس طيور الـ"ماو"؛ حيث يهجم أولاً، ثم يقبض على منطقة الحوض بإحدى رجليه، ضاربًا رأسها أو عنقها برجله الأخرى، ويقدر أن مخالب النسر الضخمة كان بإمكانها اختراق مسافة ٥ سم من الجلد واللحم؛ لتثقب وتحطم العظام الداخلية التي يصل سمكها إلى حوالي ١ سم، وقد انقرض نسر هاست مثل فريسته من طيور الـ"ماو"، عقب وصول البولينيزيين.

اعتقد علماء الطيور في السابق أن نسر "هاست" ينتسب انتسابًا لصيقًا إلى نوع آخر من الأنواع الضخمة، "النسر ذو الذيل الوتدي" **Wedge- tailed Eagle** (**Aquila audax**) الذي ما زال يعيش في أستراليا حتى الآن، وعلى الرغم من أن وزنه يبلغ مجرد ثلث وزن نسر "هاست"، فإنه يعد من أكبر أنواع النسور الموجودة، من هذا المنظور– بالإضافة إلى دلائل أخرى (مثل التوزيع الجغرافي)– فقد جرى الاعتقاد بأنه يمثل خطًا شقيقًا لنسر "هاست" من نيوزيلاندا، ومن أجل اختبار هذه النظرية قام "بانس **Bunce** وزملاؤه ٢٠٠٥" باستخلاص جزيئات الدنا من أحفورات العظام لعينتيْن من نسر "هاست"، وقارنوا تسلسل النيوكليونيدات بتلك التي جمعت من أنواع النسور الموجودة حول العالم، وكشفت نتائج التحليل التصنيفي عن مفاجأة لم تكن متوقعة وهي ما بدا من أن أقرب الأقارب لنسر "هاست، هو "النسر الصغير" **Little Eagle** (**Hieraaetus morphnoides**) والنسر ذو الحذاء **Booted Eagle** (**Hieraaetus pennatus**) من جنوب أسيا، على حين كان "ذو الذيل الوتدي" **A. audax** مجرد ابن عمومة بعيد من الناحية التطورية (شكل ٢-١١).

The Yeti's abominable phylogeny



شكل ٢ ـ ١١

تصنيف تطوري جزيئي مستند إلى تسلسلات دنا المايتوكوندريا من ١٦ من أنواع النسور الموجودة والأحفورات، إضافة إلى صقر الباز كمجموعة خارجية (بانس وزملاؤه ٢٠٠٥). لاحظ موقع نسر هاست العملاق البائد ضمن حزمة مكونة من أصناف صغيرة الجسم نسبيًا.

وفي الواقع، يقع أعضاء جنس **Hieraaetus** (ذي الحذاء) ضمن أصغر النسور الموجودة، ولها عُشر حجم نسر "هاست" **Harpagornis moorei**، ونصف المسافة بين الأجنحة المنبسطة، وعلى الرغم مما يبدو للوهلة الأولى من استبعاد كونها أقرب أقارب نسور "هاست"، فإن بيانات الجينات الجزيئية تدل على عكس ذلك، وبناءً على ذلك فبدلاً من تطورها مباشرة من سلف ضخم الجسد، يبدو الآن محتملاً أن نسور هاست تطورت من النسور الأصغر كثيراً، التي استوطنت نيوزيلاندا منذ حوالي ١-٢ مليون سنة (استناداً إلى درجة التفرق الملاحظة في تسلسل دنا المايتوكوندريا بين **Harpagornis** و **Hieraaetus**).

إذا صح هذا السيناريو التطوري فإن معدل تضخم الجسم ودرجته لا يبارى في مجال الطيور، ويفترض أن غياب الثدييات المفترسة في نيوزيلاندا، مقترنة بالحجم الكبير لفرائسها (إضافة إلى احتمال المنافسة الشديدة من الصقور على الفرائس الأصغر حجماً)، منح الضغوط الانتقائية التي أدت إلى النمو التطوري السريع لنسر "هاست"، القاتل الجوي المرعب حقاً.

التصنيف التطوري البغيض لـ "ييتي" Yeti (رجل الجليد)

هناك روايات شتى عن تاريخ "ييتي" (رجل الجليد) في الهيمالايا، ولعل أول تقرير يعتمد عليه جاء في عام ١٩٢٥، عندما شاهد ن. تومبازي **N. Tombazi**، المصور اليوناني، مخلوقاً شبيهاً بالقردة العليا يتحرك عبر منحدرات جبال الهيمالايا على ارتفاع حوالي ١٥٠٠ قدم (٤-٥ كيلو مترات)، وللأسف فشل تومبازي في تصوير الحيوان، وعبر العقود التالية أفاد عدد من الرحالة عن مشاهدتهم- عن قرب- لحيوانات الـ"ييتي" أو على الأقل مشاهدتهم لآثار أقدامها

العملاقة على الجليد. أثارت هذه الدلائل التكهنات بشأن مدى قرب العلاقة التطورية مع ابن العمومة الغامض "ذي القدم الكبيرة" Bigfoot (Sasquatch) من أمريكا الشمالية، ويحتمل أن تضم هذه العائلة المنعزلة أعضاء آخرين؛ مثل مابنجاري Mapinguari من الأمازون، و"يووي" Yowie من أستراليا.

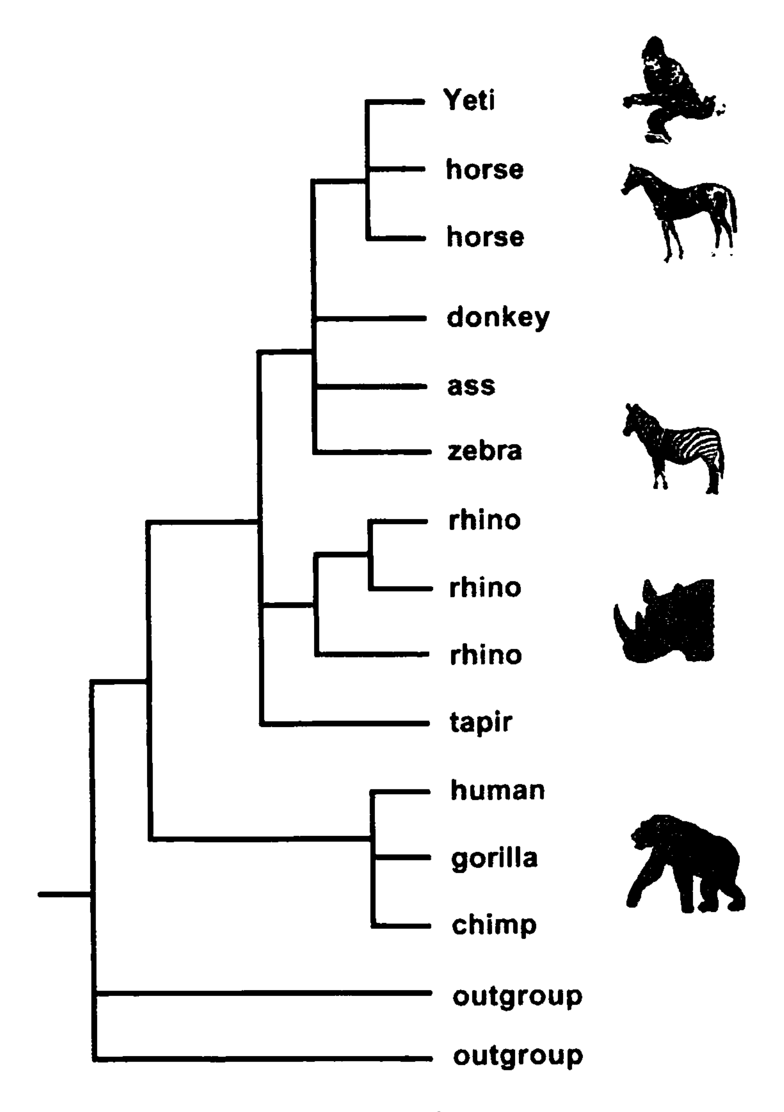
وفي الواقع، تشير أسطورة قبائل "الشيربا" Sherpa من التبت إلى احتمال انتماء الـ"ييتي" إلى واحد من ثلاثة حيوانات: كائنات ضخمة شعثاء (ربما دب التبت الأزرق Tibetan blue bear)، أو ثيلما Thelma (ضرب من قرود الجيبون Gibbon)، أو "من تي" "Min the"، رجل الجليد الحقيقي، ويفترض عادة أن الأخير نوع من القردة العليا العظمية، القريبة من الناحية التطورية إلى الشمبانزي والغوريلا أو الإنسان الأول، وتتمشى أوصاف الـ"ييتي" الحقيقي مع هذه الملاحظة، فقد وُصف بأنه "كثيف الشعر، كائن لونه بني يميل إلى الاحمرار، وله رأس متصلب (ماثيسين ١٩٧٩ Matthiessen)، أو "نوع من القردة الضخمة، ذو رأس كبير مثل جوزة الهند" (هيرجي ١٩٦٠ Herge).

ولسوء الحظ كان من الصعب تقدير موقع تصنيف الـ"ييتي" بدقة؛ وذلك لأنه على الرغم من الرحلات الاستكشافية العديدة، فلم يعثر إطلاقًا على أية عظام، أو مخلفات، أو مصنوعات، أو جثث ميتة ومع عدم وجود شيء لبدء العمل على أساسه سوى آثار الأقدام سريعة الزوال فقد شكك بعض العلماء في حقيقة وجود الـ"ييتي"، على قدر رعب المؤمنين فعلاً بوجوده.

ولذلك فقد استقبل اكتشاف بعض شعر الـ"ييتي" في عام ١٩٩٢ بترحاب شديد، وقد خضع لتحليل تسلسل الدنا، وقد تعثر في هذا الشعر كل من بيتر ماثيسين Peter Matthiessen وتوماس ليرد Thomas Laird أثناء استكشافهما لمنطقة نائية من الهيمالايا بالقرب من حدود التبت، في وادي "كوهلا" Kohla الغامض، خارج

مدينة "لومونتهانج" Lo Monthang، وقد لاحظا آثار أقدام الـ"ييتي" في الجليد، وعثرا على الشعر المجعد بالقرب منها، والذي أكد مرشدوهما المحليون في الرحلة أنه من شعر الـ"ييتي"، وأرسلت بعد ذلك هذه العينات الثمينة إلى معمل تحاليل للطب الشرعي في بلجيكا؛ لإجراء التحليل التصنيفي لمحتواها من الدنا.

وقد قام فريق هناك برئاسة مايكل ميلينكوفيتش Michel Milinkovitch باستخلاص الدنا الرايبوسومي وتحليل تسلسله، وقورنت النتائج بتسلسل الدنا الرايبوسومي السابق جمعها من عديد من أنواع الحيوانات الأخرى، ومما يثير الفزع، أنه قد تشابهت إلى حد كبير تسلسلات الدنا الرايبوسومي من شعر الـ"ييتي" مع الحيوانات ذات الحافر (الحصان على وجه التحديد)، بدلاً من تشابهها مع الحيوانات الرئيسة (شكل ٢-١٢)، بناءً على هذا فمن الناحية الوراثية والتطورية يكون الـ"ييتي" حصاناً في المقام الأول.



شكل ٢ ـ ١٢

موقع التصنيف التطوري لعينة شعر "ييتي" من الهيمالايا على شجرة الحيوانات الرئيسية، كما استخلص من تحليلات تسلسلات دنـا المايتوكونـدريا المقـارن (ميلينكوفيتش وزملاؤه ٢٠٠٤)، وتمثل كل عقدة نهائية فـي هـذه الـشجرة تسلسل الدنا من عينة واحدة خضعت للتحليل.

وانطلاقا من هذه النتيجة التصنيفية الواضحة، توصل الباحثون (عن عمد) إلى استنتاج ما يمكن وصفه- على أقل تقدير- بأنه استنتاج كريه: بما أن الـ"ييتي" يقع داخل حزمة الأحصنة، فيفترض أنه طور كثيرا من الخصائص المورفولوجية الشبيهة بالقردة العليا، مما يجعل من ذلك مثلاً مثيرا للدهشة عن التطور التقاربي Evolutionary convergence على مستوى تصنيف النمط الظاهري (شكل ٢-١٢)، ومن الواضح البسيط بأن الشعر المجهول كان في حقيقته شعر حصان.

وقد نشر ميلينكوفيتش وزملاؤه بحثهم في إحدى المجلات العلمية المرموقة (Molecular Phylogenetics and Evolution) في أول أبريل من عام ٢٠٠٤ (اليوم المشهور بكذبة أبريل). لقد تم جمع عينات الشعر حقيقة بواسطة أفراد مقتنعين تماما بأصالة مصدره، وأجريت تحليلات الطب الشرعي الجزيئية بكل حسن نية بالفعل، وقد قام أصحاب البحث، بروح تتمشى مع التقاليد السائدة بعدم التشكك في الأصول الحقيقية للـ"ييتي"، ببناء السيناريو الخاص بهم بشأن التطور المورفولوجي المتقارب واستخدامه دليلا.

ومن أجل توخي العدالة فقد أطلق الباحثون قليلاً من التندر حول العلماء الجادين الذين ينخرطون كثيرا في خلافات حامية بشأن المواقع التصنيفية لأصناف معينة، وقد نبه ميلينكوفيتش وزملاؤه ٢٠٠٤، في أحد الهوامش المنعشة، اختصاصيي التطور البيولوجيين بأنهم أيضا في بعض الأحيان "في حاجة إلى الاحتفاظ بروح الفكاهة في مجهوداتهم؛ من أجل إعادة بناء العلاقات التصنيفية التطورية".

الفصل الثالث

تلون الجسم

تلعب ألوان الجسد أدوارًا مهمة للتواصل في الكائنات التي ترسل أو تستقبل لمحات بصرية، ففي حالات الافتراس مثلاً قد يلعب الوضوح في هيئة الألوان الصارخة دورًا تحذيريًا مهمًا في الإبقاء على حياة كل من الفرائس السامة ومفترسيها المحتملين، على حين يفيد التضليل الفريسة في المقام الأول خاصة إذا كانت من النوع الشهي، كذلك في مجال التواصل التناسلي تلعب الألوان دورًا مهمًا في الصحة الوراثية من خلال تأثيرها المباشر على نجاح التناسل، وعلى سبيل المثال يميل الذكور من ذوي الألوان الزاهية إلى استقطاب عدد من الإناث، أكبر من منافسيهم ذوي الألوان الكالحة، ومن ثم تأتي أفضليتهم في مسألة التطور عن طريق الانتقاء الجنسي (انظر الأجزاء المتعددة التالية).

وما الألوان إلا أحاسيس يحدثها الضوء، ويتأثر بها الجهاز العصبي للمستقبل في هيئة موجات كهرومغناطيسية ذات ترددات مختلفة، أما بمفردات التأثير البيولوجي فيمكن النظر إلى الألوان بصفتها مخرجات وظيفية لآليات التفاعل بين مرسل ومستقبل، بناءً على ذلك يدرك المستقبلون المختلفون الشيء نفسه بطرق مختلفة (وعلى سبيل المثال، كثير من طيور تلقيح النباتات والحشرات لديها حساسية بالغة ودقيقة لألوان الزهور تحت البنفسجية التي لا يراها الإنسان ومعظم الثدييات الأخرى). كذلك يمكن النظر إلى الألوان كموجات كهرومغناطيسية في حد ذاتها، وتصبح في هذه الحالة إحدى خواص مصدر الضوء وللأسطح العاكسة للكائن نفسه (بغض النظر عن أحاسيس المستقبل)، وبهذا المضمون أيضا تصبح أطوال الموجات المنعكسة في حد ذاتها جانبًا آخر من صفات الخصائص الخارجية للكائن. وبغض النظر عن كيفية رؤيتها. فقد نالت ألوان الجسد قدرًا وافرًا من تحليلات التصنيف التطوري للخواص؛ بحيث تستحق تخصيص فصل لها هنا.

الفئران الباهتة والداكنة

كثيرًا ما توضع بعض النظريات المعينة قيد الاختبار بمقارنة نتائج تحاليل تصنيف الخواص التي تجرى بالتوازي على منظومات مختلفة من الصفات، وقد أجري أحد هذه الاختبارات على "فأر الجحور الصخرية" **Chaetodipus intermedius Rock Pocket Mice**، الذي يعيش في النتوءات الصخرية في صحاري جنوب غرب أمريكا. وستقدم دراسة الحالة هذه تنويهًا عن إمكانية إجراء تصنيف الخواص حتى على المستوى التطوري الدقيق **Micro-evolutionary scale** لمجموعات من الأنواع نفسها.

توجد هذه الفئران في هيئتين أساسيتين مختلفتين؛ إما باهتة اللون وإما أو داكنة، وتعيش الفئران الباهتة، ذات اللون المقارب للون الرمال، في أغلب الأحيان في الأوساط باهتة اللون، على حين توجد الفئران القاتمة في الصخور الأدكن التي تكونت في العصور القديمة من حمم البازلت السوداء؛ بناءً على ذلك فإن الهيئتين تتناسبان تمامًا مع اللون المناسب للبيئة التي يعيش فيها كل منهما، ويساعد هذا التناسق بين لون الفراء والخلفية البيئية على إخفاء الفئران وإمدادها بحماية كبيرة من الطيور المعتمدة على البصر ومن الثدييات المفترسة. وعلى سبيل المثال فإن طيور الـ"بوم" تعد من المفترسين المحليين بالنسبة للفئران، وقد ثبت عمليًّا أنها قادرة على التفرقة الدقيقة بين الفرائس الباهتة والداكنة حتى أثناء الليل، وعلى ذلك فمن الواضح أن كساء التخفي جرى تشكيله من خلال الانتقاء الطبيعي.

تتميز حياض الحمم السوداء بإحاطتها ببنية صحراوية باهتة، وتوجد عادة في تجمعات منعزلة تبتعد عن بعضها البعض بمئات الكيلومترات، وعلى هذا

الأساس فمن المحتمل أن تكون الفئران الداكنة في تجمعـــات الحمـــم قـــد نـــشأت وتطورت بشكل مستقل، وربما من خلال آليات جينية مختلفة، من سلف باهت أكثر انتشارًا، وقد وضعت هذه النظرية موضع اختبار دقيق من التحاليل الجزيئية، وذلك بمقارنة الجينات الخاصة بلون الفراء (الواقعة تحت التأثير القوي للانتقاء)، بغيرها من دلالات جينية ذات وظائف أخرى (وقد يكون بعضها محايدًا، أي غير مرئـــي بالنسبة إلى الانتقاء الطبيعي).

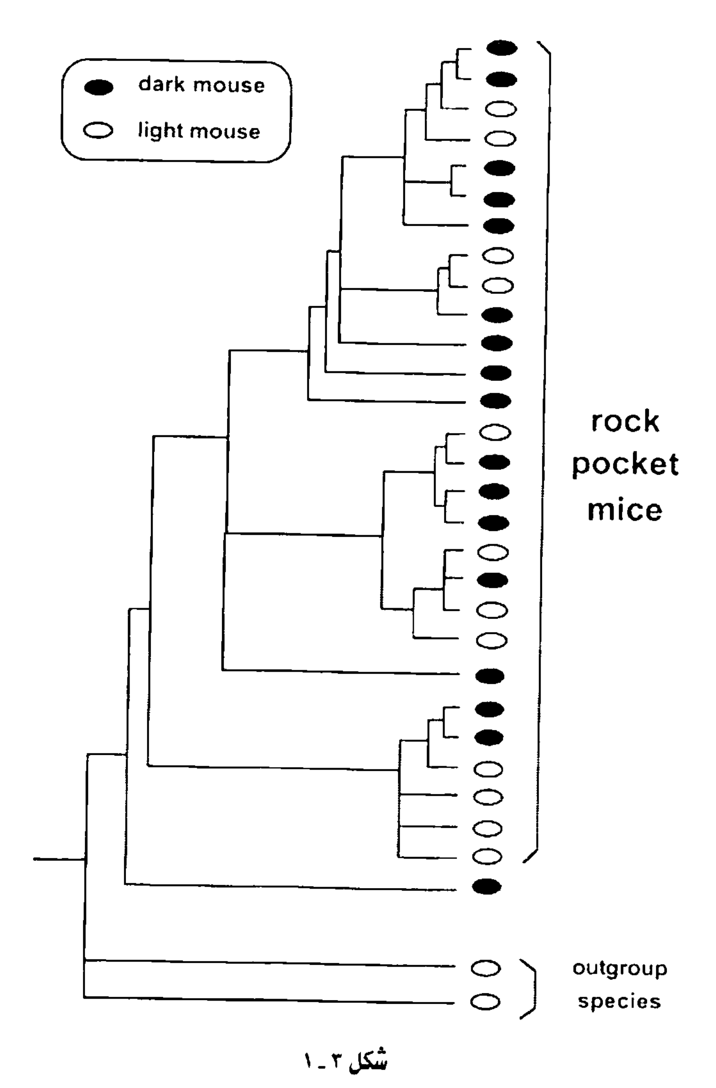
وقد تم التعرف في فئران المعامل غالبًا (**Mus musculus**) على ٨٠ جينًـــا من جينات النواة التي تؤثر على الخصائص الكبرى لتباينات لون فراء القـــوارض وتفاصيله الدقيقة، وهناك جينان محددان، وهما الأكثر احتمالاً للتأثير الفعلي علـــى النوعيـــة الخاصـــة ببهتـــان أو قتامـــة فـــراء فئـــران جحـــور الـــصخور، يحمل أحدهما شفرة مستقبل الميلانوكورتين -١ **Melanocortin-l-receptor**، وهو بروتين منتشر في خلايا الميلانوسايتس **Melanocytes** (الخلايا الصبغية المحتويـــة على حبيبات صبغة الميلانين)، وأما الجين الآخر فيحمل شفرة البروتين المـــسمى **Agouti** (أجوتي)، الذي يعمل بأسلوب معارض لمستقبل الميلانوكورتين -١ عـــن طريق تقليل إنتاج الميلانين البني والأسود.

وقـــد قـــام هـــوبي هوكـــسترا **Hopi Hoekstra** ومايكـــل ناخمـــان **Michael Nachman** وزملاؤهما بفصل هذه الجينات وتحليل تسلـــسل الـــدنا فـــي فئران الجحور القاطنة في عديد من المواقع ذات الخلفيات البيئية الباهتة والداكنـــة في نيومكسيكو، وكذا من أحد المواقع (بيناكيت **Pinacate**) في أريزونـــا (ناخمـــان وزملاؤه ٢٠٠٣)، وتبين عدم وجود علاقة بين الاختلافات الجزيئيـــة فـــي جـــين "أجوتي"، والكساء الباهت في مقابل الكساء الداكن، وعلى أية حـــال ففـــي موقـــع أريزونا، ولكن ليس في نيومكسيكو، ثبت وجـــود تحـــورات فـــي جـــين مـــستقبل الميلانوكورتين -١، وكانت على ارتباط كامل مع الكساء الباهت في مقابل الكساء

الداكن، أشارت هذه النتائج بشدة إلى أن جين مستقبل الميلانوكورتين -١، هو المسبب الأساسي المباشر لفروق الصبغات في فئران أريزونا، ولكن ليس في حيوانات نيومكسيكو؛ ومن ثم يكون الاصطباغ التأقلمي نشأ مرتين، على الأقل مستقلتين في التاريخ التطوري لفئران الجحور الصخرية **C. intermedius**.

ويتمثل أحد التحذيرات من هذا الاستنتاج في احتمال كون العلاقة بين ألوان الكساء وأليلات جين مستقبل الميلانوكورتين -١ (الأليل شكل بديل للجين) في موقع أريزونا، زائفة، أكثر من كونها دالة على علاقة سببية بين الاثنين. ومن الناحية النظرية على الأقل فقد تنتج مثل هذه العلاقات الخادعة من حوادث تاريخية للربط بين صفتين لا علاقة بينهما وظيفيًّا، كما يمكن أن تحدث عندما ينقسم أحد التجمعات جينيًا بشدة (وعلى سبيل المثال تميل الأليلات المتعلقة بالشعر الأشقر والعيون الزرقاء إلى الانتشار في بعض المجتمعات البشرية، ليس لكونهم مرتبطين سببيًا، ولكن لأن كليهما نشأ من بشر استوطنوا المناطق الإسكندنافية).

وفي المقابل، يمكن نظريًا توقع وجود علاقة قوية بين سمات شكلية معينة وبين الجينات في أي تجمع يجري فيه التزواج عشوائيًا (أو منظومة من التجمعات بها معدل عالٍ من تبادل الجينات)، فقط إذا كانت هذه الجينات (أو غيرها ممن يرتبط بشدة معها على الكروموسوم نفسه) مسئولة سببيًّا بالفعل عن نمط تنوع الشكل الظاهري المعني.



شكل ٣ ـ ١

تصنيف تطوري مختصر مستند إلى دنا المايتوكوندريا لفئران الجحور الصخرية من موقع بيناكيت في أريزونا (ناخمان وزملاؤه ٢٠٠٣). لاحظ تشابك الفئران الباهتة والداكنة (اللتين ترتبطان بشدة بأنواع معينة من البيئات). بطول فروع هذه الشجرة الجينية؛ مما يدل على نقص في البنية الجينية التحتية لهذه المجموعة بشأن هذه الصفة. على الرغم من وضوح البنية الجينية فيما يتعلق بلون الكساء المتأقلم.

ومن أجل اختبار انقسام المجموعة في موقع "بيناكيت"، قام الفريق الذي يرأسه "هوكسترا وناخمان" أيضا بالبحث في فئران الجحور عن الاختلافات في دنا المايتوكوندريا، ومن المعروف أن البروتينات المشفرة في دنا المايتوكوندريا تلعب دورًا في إنتاج الطاقة في كل خلية؛ بناءً على ذلك فليس هناك ما يدعو إلى الشك في أنها تلعب دورًا وظيفيًّا آخر في تحديد اختلافات لون الكساء، وفي قول آخر: يجب أن تظل آليات دنا المايتوكوندريا محايدة تمامًا فيما يتعلق بالانتقاء الطبيعي سواء مع أو ضد لون معين للكساء؛ إضافة إلى ذلك تقع جينات المايتوكوندريا داخل سايتوبلازم كل خلية، وهي بذلك غير مرتبطة عضويًّا بجينات الأنوية، وتظهر نتائج تحاليل تصنيف الصفات المتعلقة بدنا المايتوكوندريا وألوان الكساء في وتبين النتائج أن الفئران الباهتة والداكنة من موقع بيناكيت، مختلطتان معًا بشدة عبر الفروع الصغيرة لتصنيف دنا المايتوكوندريا، بما يدل على عدم وجود دليل على وجود بنية جينية انتقائية للجينات المحايدة في المجموعة القاطنة هذا الموقع، وهي نتيجة تضيف دعمًا إضافيًّا إلى استنتاج أن اختلاف الأليلات في جينات مستقبل الميلانوكورتين -١ مسئولة وظيفيًّا عن لون الكساء في فئران الجحور في موقع أريزونا.

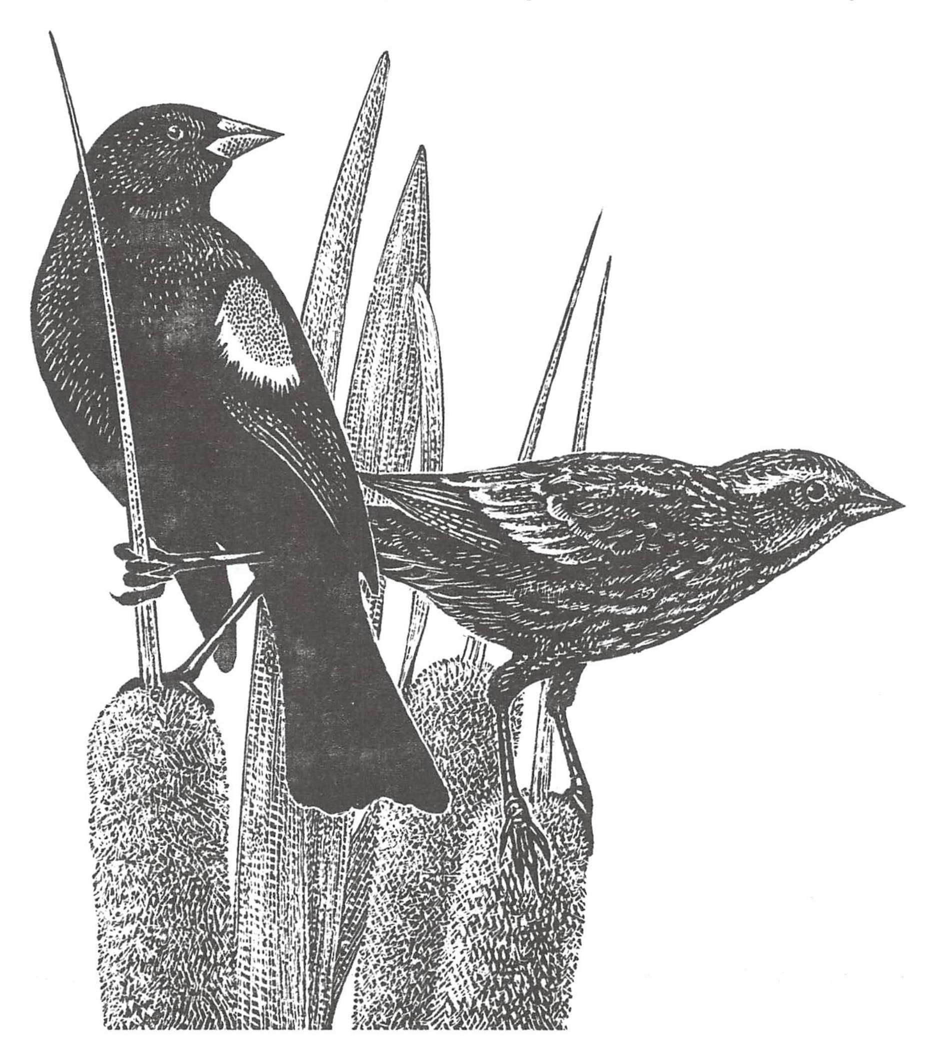
ويظل أحد التحديات قائمًا في مجال علم الأحياء التطوري، وهو تحديد العلاقات الوظيفية بين أنماط الجينات الجزيئية وأشكال الكائنات الظاهرة فيما يتعلق بالسمات المسئولة عن الكفاءة، ولعل المهمة صعبة؛ حيث تقتضي كل حالة الحصول على دليل صعب المنال عن العلاقة المثمرة بين اثنين من الخطوط على الأقل، ولابد أولاً من تحديد سمات شكلية ظاهرية ذات أهمية إيكولوجية ويمكن إثبات تأثيرها على كفاءة الجينات في ظروف بيئية معينة؛ وثانيًا لابد من تحديد جينات معينة وعلى المستوى الجزيئي، وتوثيق علاقتها السببية الكامنة وراء حدوث التأقلمات في الأشكال الظاهرية، ويعد اختلاف لون الكساء في فئران الجحور مجرد مثل واحد من بين أمثلة قليلة، استُكمل فيها هذان العنصران، وقد لعب تصنيف الخواص دورًا مهمًّا في ذلك.

ثنائية الألوان تبعا للجنس

يلاحظ في كثير من أنواع الطيور، أن يتميز أحد الجنسين (عـادة الـذكر) بألوان أزهى من الجنس الآخر، وعلى سبيل المثال تتميز ذكور الطيـور الـسوداء ذات الأجنحة الحمراء **Red-winged Blackbirds (Agelaius phoeniceus)** بلونها الأسود الصِّرف، مع وجود بقع حمراء زاهية على الأكتاف، علـى حـين تتميـز الإناث بلونها البني المخطط (انظر الشكل)، كما تتميز طيـور التنـاجر الـصيفية **Summer Tanagers (Piranga rubra)** بلونها الأحمر الطوبي، على حين تتميـز الإناث بلونها الأصفر الزيتوني الباهت. أما في أنواع أخرى فيتماثل تقريبًـا لـون كساء الذكر والأنثـى؛ فإمـا كـالح كلـه كمـا فـي طـائر الـصعو المنزلـي **House Wren (Troglodytes aedon)**، وإمـا زاهٍ كمـا فـي "أبـو زريـق" **Blue Jay (Cyanocitta cristata)**، كذلك يمكن أن تتغير درجات الألوان بتغيـر المكان الجغرافي. هذا، وتعد ثنائية الألوان أحد أوجه اختلافات الـشكل المـرتبط بالجنس، الذي يتضمن أيضًا أي اختلافات بين الجنسين في الزينـة (مثـل اللغـد الأحمر البارز في رأس ذكر "الديك الرومي")، أو في حجم الجسم.

ومن منظور الآليات على وجه التقريب فإن ثنائية الألوان تنتج عن ميل في التعبير عن الجينات، في التعبير عن كل جنس، وتشترك الذكور والإنـاث فـي أي من الأنواع- بصفة عامة تقليدية- في الجينات نفسها (باستثناء بعض المواقع علـى الكروموسومات المحددة للجنس)، ولكن قد تختلف نماذجها الشكلية؛ نتيجة لبـرامج نمو معينة تتولى تنفيذها في كثير من الأحوال نمط الهرمونات الجنسية، ولا ينـشأ اللون الأحمر في بعض أنواع الطيور إلا فـي وجـود هرمـون التـستوستيرون (الذكري)، على حين تلعـب تركيـزات هرمـون الإسـتروجين دورًا محوريًـا؛ حيث ينشأ لون الكساء الكالح في حالة انخفاضه، واللون الزاهي في حالة ارتفاعه،

وفي إحدى تجارب تصنيف الخواص استنتج كمبال وليجــون **Kimball and Ligon** ١٩٩٩، أن التنوع الثنائي للألوان المعتمد على الإستروجين قد يكون حال سلف كل الطيور بصفة عامة، أما المعتمد على التستوستيرون فمستحدث.



زوج من الطيور السوداء ذات الأجنحة الحمراء

ويفترض، من وجهة نظر تطورية بحتة، أن مختلف الضغوط الانتقائية في البيئة المادية أو الاجتماعية، هي التي حددت موقع أي نوع على معيار تدرج اللون الواحد/ اللونين، وقد جرى في العادة النظر إلى درجة شدة الألوان وتباينها حسب الجنس في الطيور، على افتراض أنها حدثت بسبب اختلاف شدة الانتقاء الجنسي لكساء الذكر، وكما هي الحال مع الانتقاء الطبيعي فإن الانتقاء الجنسي يتضمن نجاح التناسل التفاضلي، ولكن تستند فروق الكفاءة في هذه الحالة إلى الاختلاف بين الأفراد في قدرتهم فقط على الحصول على رفقاء التزاوج.

وقد يكون الانتقاء الجنسي في صورة إما داخلية **Intrasexual** (مثل الصراع بين الذكور من أجل توسيع النفوذ)، وإما بينيًا **Intersexual** (مثل تفضيل الإناث لبعض الذكور بعينها)، ومن هذا المنطلق، كانت الفرضية العامة أنه إذا كانت الديكة أزهى ألوانًا من الدجاج، فذلك لأن الذكور الأزهى في هذا النوع تميل إلى الفوز بشركاء للتزاوج؛ إما من خلال نجاح تنافس بين ذكر وآخر، وإما بطريقة أكثر مباشرة، من خلال ما لديها من جاذبية مادية بالنسبة إلى الإناث المتطلعات إلى التزاوج.

وعلى أية حال. فإن النظرة الحالية بإلقاء تبعية الانتقاء الجنسي على الذكور لا تكفي في حد ذاتها لتفسير مصدر وقوع كل أنواع الطيور على مقياس اللون الواحد/ اللونين المعتمد على الجنس، وذلك لعدة أسباب؛ فأولاً، باستطاعة الانتقاء الطبيعي- في كثير من الأحيان- معارضة أو حتى تخطي الانتقاء الجنسي (مثلما يحدث عندما يكون معدل افتراس الذكور الزاهية عاليا بدرجة كبيرة)، وقد تستطيع الذكور زاهية الألوان الفوز في فرص التزاوج، ولكنها تظل في المتوسط العام معيبة تناسليًا؛ بسبب شدة تعرضها للمفترسين. وثانيا، قد تكون الانتقالات التطورية بين ثنائية الألوان وأحاديتها بسبب اكتساب أو فقد ألوان أو زخارف في كل من

الإناث والذكور، وفي واقع الأمر فهناك دراسة مقارنة على الأقل، استنتجت أن التغييرات التطورية في كساء الإناث قد لعبت دورًا مماثلا للذكور في الانتقال بين ثنائية ألوان الطيور وأحاديتها (بيترسون ١٩٩٦ Peterson).

وأخيرًا، فالموقف الحالي لألوان الكساء في أي من الأصناف غالبا ما يكون قد نجم جزئيًّا بصفته انعكاسا للموروث التاريخي، إضافة إلى القوى الانتقائية المعاصرة، مما يعني أهمية اعتبارات التصنيف التطوري أيضًا، ويمكن تناول الأمر من خلال دراسات تصنيف الخواص، التي أكدت بصفة عامة أن أنماط التلون المستند إلى نوع الجنس مسألة هشة جدًّا في الطيور.

وقد منحت التحاليل التصنيفية PCM الحديثة مفاهيم عميقة عن طبيعة تطور كساء الطيور، وعلى سبيل المثال دلت عديد من الدراسات التي فحصها فينز Wiens ٢٠٠١ أن التغيرات التطورية في الزينة التابعة لنوع الجنس غالبًا ما تحدث قبل التغييرات في تفضيل شريك التزاوج وليست بعدها، بما يعني احتمال مشاركة عناصر أخرى غير انتقائية (مثل حدوث انحراف جيني) في كثير من الأحوال، وهناك استنتاج آخر مثير للدهشة لدراسات تصنيف الخواص، وهو فقد العديد من صفات كساء الذكور أكثر بمراحل من معدلات اكتسابها في عديد من الحزم. وفي طيور التناجر Thraupidae على سبيل المثال، أفاد بحث تصنيف الصفات الذي أجري على ٤٧ جنسًا منها، أن الحالة الممثلة لسلفها كانت ثنائية الألوان، مع وجود ذكور زاهية، وأن احتمالات الانتقالات التطورية اللاحقة المصاحبة لتحول الألوان من زهوها السابق إلى اللون الكالح الحالي كانت خمسة أضعاف احتمالات التغيير في الاتجاه المعاكس (بيرن ١٩٩٨ Burns)، وبالمثل في طيور "التدرج" Pheasants (Phasianidae)، كان مستنتجًا وجود شكلين مختلفين للسلف الذي انحدرت منه معظم الأنواع، وتطورت منه الذكور الأقل زينة، (كمبل Kimball وزملاؤه ٢٠٠١).

وفي أحد تحاليل تصنيف الخواص، الذي درست فيه ٣٥٠٠ نوع من الجواثم Passerine (التي تجثم على فروع الأشجار Perching birds)، وجد برايس وبيرش Price and Birch ١٩٩٦ أن الانتقالات التطورية بين أنماط الألوان المتعلقة بنوعية الجنس حدثت ١٥٠ مرة على الأقل، مع احتمالات الانتقال من أنماط أشكال مختلفة بين الجنسين إلى شكل موحد بمعدل متوسط حوالي من ٢-٤ مرات أعلى من احتمالات التغيير في الاتجاه العكسي.

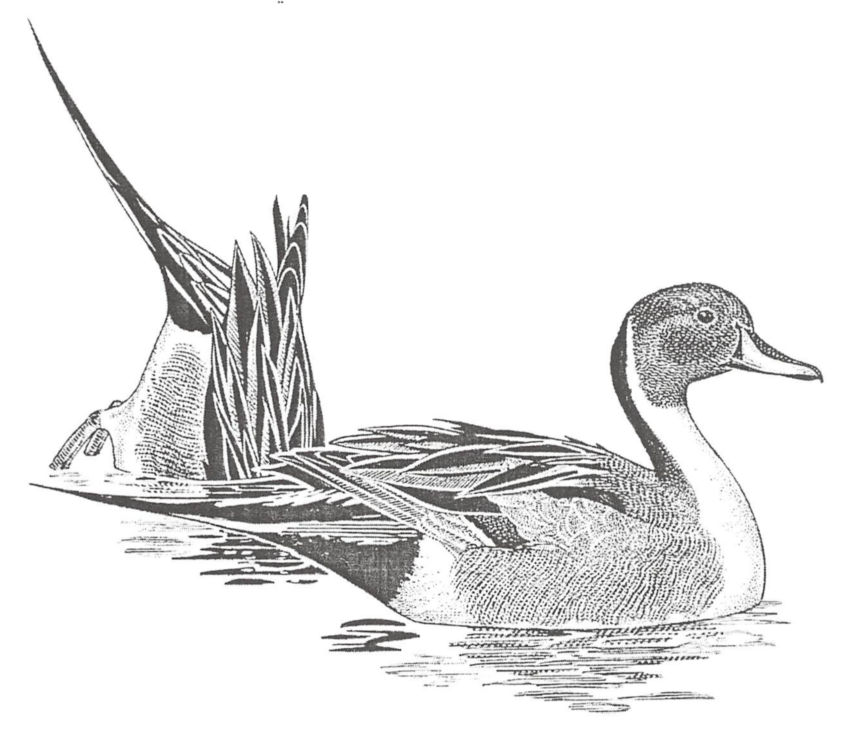
وما زال العلماء بعيدين عن فهم كامل للعناصر المتفاعلة التي يمكن أن تؤثر على تغيير لون الكساء بين الجنسين، والنقطة المهمة فيما يتعلق بالهدف الحالي، هي أن نتائج تصنيف الخواص قد تحدت الرؤية السائدة بأن الانتقاء الجنسي المؤثر على الذكور هو القوة الأساسية الداعمة لثنائية الألوان في الطيور، وفي المقابل طرحت تحليلات تصنيف الخواص البديل التالي: غالبًا ما تنتج الانتقالات في نمط الأشكال بين الجنسين من تغييرات في كساء الإناث (والذكور أيضًا)، وأن ثنائية الألوان المرتبطة بنوع الجنس (وليست الأحادية) كانت حالة السلف (وليست حالة مستحدثة) لأي من حزم الطيور، وأن التعبير المعاصر عن ثنائية الألوان يبدو في غالب الأمر تابعا لانتقاء "فقد" الزينة وليس زيادتها، وأن انتقاء هذا الفقد للزينة يمكن حدوثه في كلا الجنسين.

ولعل من العلامات المميزة للتقدم العلمي الفاصل، طرحه لأسئلة أكثر مما يقدم من إجابات، وبهذا المعيار فإن الجهود الحديثة بدمج تصنيف الخواص ضمن دراسات كساء الطيور والانتقاء الجنسي لا شك في كونها رائدة، وعلى الرغم من استمرار كون النتائج أولية ومثيرة للجدل، إلا أنها- بكل تأكيد- أحيت المجال.

الغوص في أكسية البط

يُعرف أعضاء جنس "أناس" Anas بالبط الرشاش dabbling ducks؛ نظرا لعادته المتمثلة في نثره المياه أثناء بحثه عن النباتات المائية في المياه

الضحلة، وبدلاً من الغوص الكامل مثل أنواع البط الغواصة يسلك البط الرشاش مسلكًا يحتفظ فيه بمؤخرته طافية (انظر الرسم) في أثناء تجديفه بقدميه بقوة، على حين يمد أعناقه إلى أسفل للوصول إلى النباتات في الأعماق القريبة.



البط الشمالي ذو الذيل الشبيه بالقلم

وتتميز الذكور في أنواع كثيرة من البط الرشاش، في أثناء موسم التزاوج، بألوان زاهية أكثر من الأفراخ، وعلى سبيل المثال تكتسب ذكور المالارد **Mallards (Anas platyrhynchos)**، ألوانًا قزحية للرأس، ومنقارًا أصفر، وصدرًا كستنائيًّا، على حين تحتفظ الأنثى بكساء تقليدي مخطط طوال العام، وتتميز الأفراخ (صغار السن) في معظم أنواع الـ"أناس" بلونها الكالح غير المتميز،

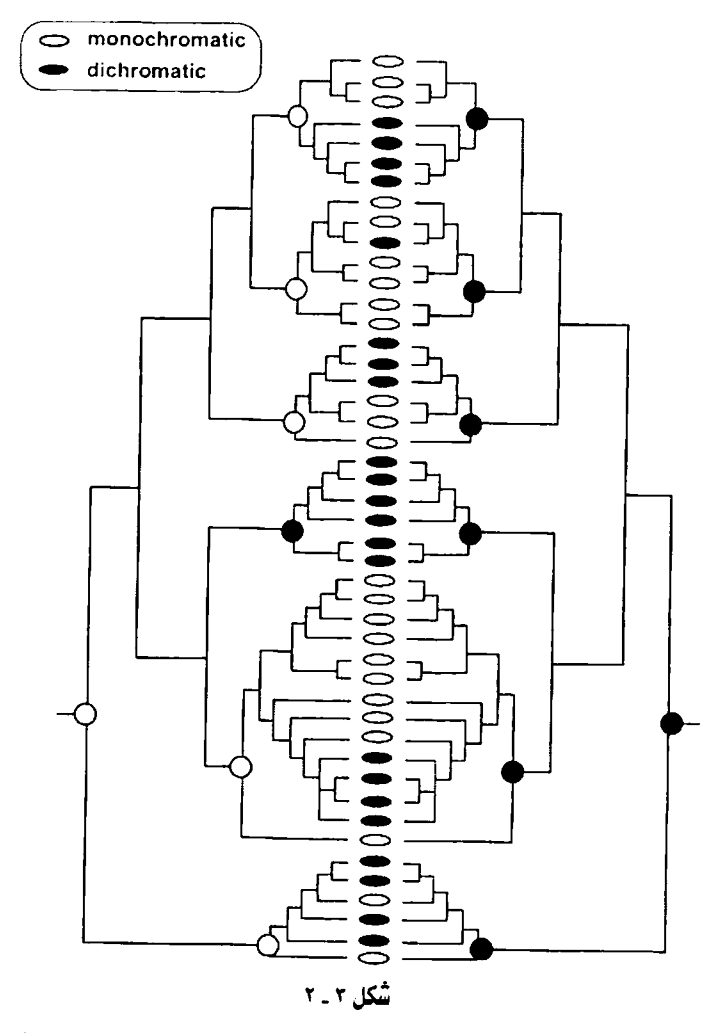
على حين تكتسب الذكور في مرحلة التزاوج أكسية متعددة الألوان. تتـــراوح مـــن جسد بني براق شبيه بلون القرفة "أ. ســـيانوبتيرا" (A. cyanoptera) إلـــى رءوس كستنائية تتباين مع صدور بيضاء كالثلج "أ. أكيوتا" (A. acuta)، إلى خلـــيط مـــن الألوان المختلفة على الرأس والجسد أ. فورموزا" (A. formosa)، وهناك الـــبعض الآخر "أ. فولفيجيولا" (مثل A. fulvigula) تتشابه فيه الذكور البالغة مـــع الأفـــراخ باحتفاظها باللون الكالح طوال العام. وتوصف هذه الأنواع بأنها أحادية اللون.

أسهم انتشار الذكور البالغة الملونة، والأفراخ الكالحة مـــن جـــنس "أنـــاس" في تشكيل الرأي السائد باحتمال كون ثنائية اللون المـــستند إلـــى نـــوع الجـــنس، هي حالة سلف البط الرشاش، ونشأت منها بصفة ثانوية مستقلة، في عـــدة مـــرات حالة اللون الواحد (كما في أ. فولفيجيولا). وقد ظهر بعض الاعتراض على هـــذه الرؤية من واقع تحاليل تصنيف الخواص المبدئي، ولكن مع مزيـــد مـــن الفحـــص استبعدت كل السيناريوهات المستندة فقط إلى تصنيف الخواص، جدير بالـــذكر أن الهدف الأساسي لهذا الجزء، هو توضيح كيفيـــة الاعتمـــاد الـــشديد للاســـتنتاجات المستخلصة للتصنيف التطوري على نموذج تطوري محدد مفترض لحالة الـــسمات المعنية، وهي مقولة تحذيرية، تنطبق في الأساس على معظم دراســـات تـــصنيف الخواص (انظر الملحق)، وخاصة تلك التي تتناول أنماطا ظاهرية غيـــر مـــستقرة تطوريًا مثل ألوان الكساء في الطيور (انظر أيضا المقالة السابقة).

وكما هو مبين في الملحق، فإن أســـلوب أقـــصى الاختـــزال Parsimony، هو الأكثر استخداما للمفاضلة بين نظريتين بشأن تطور حالة الخواص، وفي سياق تحليل تصنيف الخواص فإن الاختزال يعني عادة تفضيل إعادة هيكلـــة التـــصنيف المحتوي على أقل تغييرات أثناء التطور، على الهياكل التي تحتاج إلـــى تحـــولات مؤقتة كثيرة لحالات الخواص؛ من أجل الوصول إلـــى انتـــشار أنمـــاط الحـــالات الملاحظة في الأنواع الموجودة، وتكمن الفكرة الأساسية لأسلوب "الاختـــزال" فـــي

التفضيل العام للتفسيرات التطورية البسيطة من تلك الأكثر تعقيدًا، وعلى أي حال، وكما سيوضح هذا المثل، فإن تحديد ما هو "بسيط" وما هو "مُعقد" من أمور التطور قد يكون في حد ذاته أمرًا في منتهى التعقيد.

ويوضح الشكل ٣-٢ شجرة تصنيف جزيئي لحوالي ٥٠ نوعًا من بط "أناس"، كما يرسم أيضًا التوزيع الحالي للتلوين المبني على الجنس في مقابل أحادية اللون في الأنواع المعاصرة، وتبين الجهة اليسرى من الشكل حالة السلف عند كل "عُقدة" داخل الشجرة، كما نمَّت عنها تحاليل برامج الكمبيوتر (أقصى الاختزال)، على فرضية أن التحول بين ثنائية اللون وأحاديته كان محتملاً بالدرجة نفسها لأي من الاتجاهين، ويدل ظاهر هذه البنية على أن أحادية اللون كانت هي حالة السلف عند معظم "العقد" المتوسطة والعميقة في تصنيف الـ"أناس"؛ بناءً على ذلك تبدو هذه النتائج متعارضة مع الرؤية التقليدية بأن ثنائية التلون كانت هي حالة السلف للبط الرشاش، وأن أحادية الألوان تطورت مستقلة في عدة مناسبات.



شكل ٣ ـ ٢

إعادة هيكلة شجرتين تصنيفيتين بديلتين لحالة كساء السلف في البط الرشاش (أوملاند ١٩٩٧). تظهر الجهة اليسرى نتائج أقصى الاختزال المستند إلى نموذج افترض فيه مسبقًا تساوي احتمالات الانتقالات بين ألوان الكساء الأحادية والثنائية في أي من الاتجاهين. وتظهر الجهة اليسرى نتائج أقصى الاختزال لنموذج افترض فيه أن احتمالات فقد ثنائية الألوان المعتمدة على الجنس خمسة أضعاف احتمالات الانتقاء. وتدل الأشكال البيضاوية على حالات كساء أنواع حية مختلفة من البط الرشاش. على حين تدل الدوائر على الحالات المستخلصة لعقد داخلية معينة (وليس الكل) في الشجرة.

وعلى أية حال، تبين الجهة اليمنى من (شكل ٣-٢) تفسيرا مغايرًا تمامًا للبيانات ذاتها، مستندًا إلى برامج أقصى الاختزال، ولكن مع افتراض- منذ البداية- أن احتمال فقد ثنائية التلون أثناء التطور كان خمسة أضعاف المكاسب التطورية. وفي ظل هذا النموذج، أظهرت جميع "العقد" المتوسطة والعميقة في التصنيف ثنائية الألوان بصفتها السمة السائدة في السلف، بما يعني أن أحادية الألوان في مختلف المجموعات الحية اليوم هي حالات مستحدثة ذات مصادر متعددة، وفي قول آخر: إن هذه الهيكلة الثانية لتصنيف الخواص (المبني على تفسير آخر لماهية أقصى الاختزال) تتمشى تماما مع الرؤية التقليدية لعلماء الطيور بشأن التاريخ التطوري لحالات تبادلية للكساء في البط الرشاش، كذلك فإنها تتمشى مع نتائج عديد من مجموعات الطيور الأخرى، باحتمال نشوء أحادية التلون من سلف ثنائي التلون عبر عدة مناسبات (انظر ما سبق).

وقد جادل العالم كيفين أوملاند **Kevin Omland** الذي أجرى هذه التحليلات بشأن البط الرشاش (أوملاند ١٩٩٧)، بأن النموذج الثاني المذكور أعلاه غالبا هو الأصدق: وذلك لأسباب بيولوجية متنوعة (مستقلة عن اعتبارات التصنيف في حد ذاته)؛ فقد اقترح- على سبيل المثال- أن فقد أحد الأشكال الظاهرية المعقدة مثل ثنائية تلون الكساء، أكثر احتمالا من الناحية الآلية من اكتسابه باستقلال خلال عملية التطور. إضافة إلى ذلك فقد كشف الفحص الأعمق عن مناسبات عدة (غير مشار إليها في الشكل ٣-٢) استقرت فيها مجموعات البط الرشاش- تصنيفيًا- داخل أنواع أوسع ثنائية التلون، بما يشير مرة أخرى إلى أن ثنائية التلون المعتمد على نوع الجنس سبقت أحادية التلون عند تلك المستويات التصنيفية الدقيقة.

وبغض النظر عن مدى صحة أي من السيناريوهين التطوريَّيْن (أو الجمع بينهما) في الشكل ٣-٢ فإن النقطة الأساسية هي أن إعادة هيكلة تصنيف الخواص يمكن أحيانًا أن تكون عالية الحساسية لتغييرات طفيفة في الافتراضات التطورية،

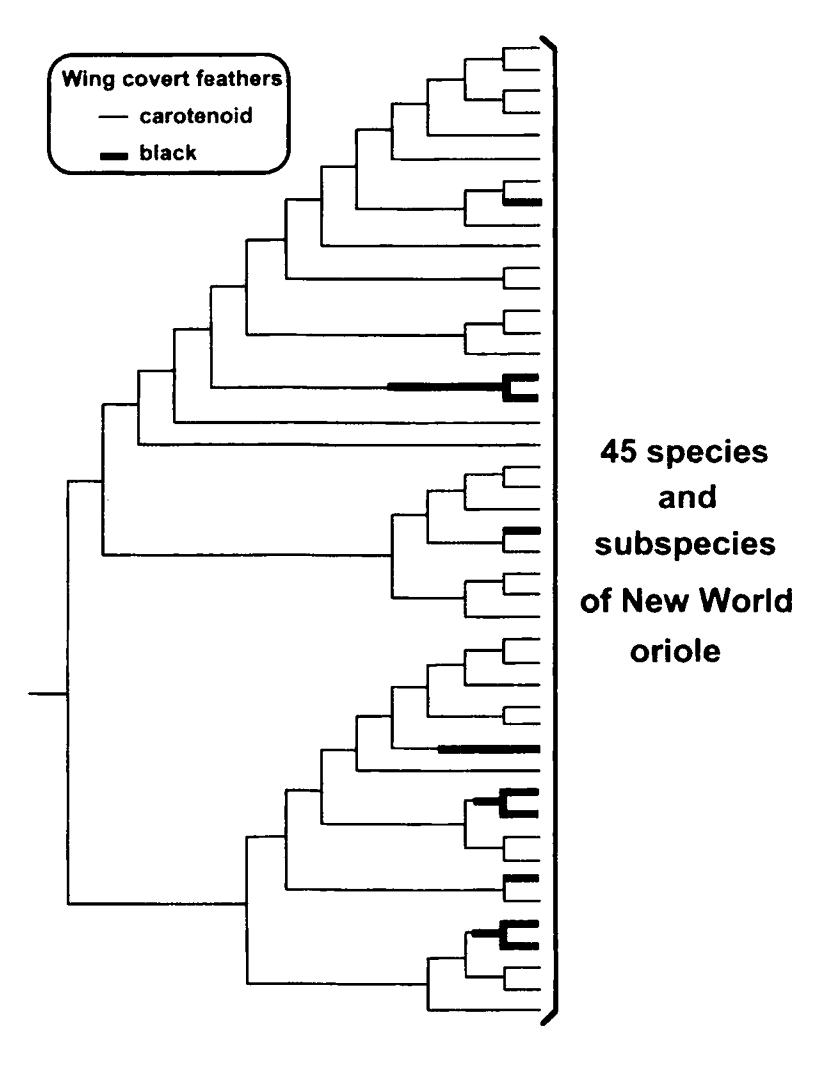
وفي واقع الأمر يطلق اسم "تحليل الحساسية" على توجهات تصنيف الخواص التي يراعي فيها- عن عمد- فحص بدائل النماذج التطورية؛ من أجل تقييم مدى صلابة الاستنتاجات لبعض البنيات المعينة.

الأنماط المعينة لألوان الطيور

تبدي تقريبا العشرة آلاف نوع من الطيور الموجودة الآن أشكالاً فائقة التنوع في كسائها، إضافة إلى تناوب أنماط التلوين؛ وهناك ما لا يقل عن ٢٦ نوعًا مما لديها قمة رأس سوداء واضحة تمامًا، بحيث دخل مصطلح "ذو الرأس الأسود" في الاسم الشائع للنوع (مثل القرقف ذي غطاء الرأس الأسود **Black-capped Chickadee**، وملك الصيادين ذي غطاء الرأس الأسود **Black-capped Kingfisher**، والجناتكاتشر ذي غطاء الرأس الأسود **Black-capped Gnatcatcher**، وطائر النوء ذي غطاء الرأس الأسود **Black-capped Petrel**، وغير ذلك)، كما أن هناك أمثلة تضم ٤١ نوعا (في ٤٠ جنسًا مختلفًا) تحمل مصطلح "ذو الرقبة السوداء" (مثل الطائر المغرد الأزرق ذي الرقبة السوداء **Black-throated Blue Warbler**) و٢٩ يحملون اسم "ذو المنقار الأحمر" (مثل الطوقان ذي المنقار الأحمر **Red-billed Toucan**)، وتسعة تحمل اسم "ذو الصدر البرتقالي" (مثل طائر الشمس ذي الصدر البرتقالي **Orange - breasted Sunbird**)، وتنتمي في العادة الأنواع التي تحمل هذه الألقاب إلى عائلات أو رتب تصنيفية مختلفة، مما يدل بوضوح على أن كلاً من أوصاف الكساء هذه نشأ تطوريًا في مناسبات متعددة عبر تطور الطيور.

وحتى الأنواع لصيقة القرابة طورت في بعض الأحيان نمطا من الكساء يعاودها (يتكرر ظهوره عليها)، وعلى سبيل المثال استنتج أوملاند ولانيون

Omland and Lanyon ٢٠٠٠، من تحاليل تـصنيف الخـواص المبنيـة علـى التصنيف المايتوكوندري والنووي لـ ٤٤ بقعة ملونة من الريش في عديد من طيور الأوريول "الصفاريات" Oriole في "العالم الجديد" من جـنس إكتيـراس Icterus، أن ٤٢ من صفات الكساء (٩٥٪) مرت بعديد من مرات الفقد والاكتـساب عبـر مسيرة التطور لهذه المجموعة التصنيفية، وعلى سبيل الإيضاح يبدو أن "اصـطباغ ريش الجناح الصغير (الزغب) باللون الأسود" تطور في ست مناسبات على الأقـل في هذه الطيور (شكل ٣-٣)؛ إضافة إلى ذلك فقـد تـم توثيـق بعـض الأمثلـة الصارخة؛ حيث نشأت مجموعة كاملة من أنماط الكساء في أكثـر مـن مناسـبة، وبصفة مستقلة، في الخطوط المختلفة لنـسل إكتيـراس؛ مثـل خطـوط بيـضاء بالأجنحة، مع عنق أسود وظهر أسود وذيل أسود.



شكل ٣ ـ ٣

تصنيف تطوري جزيئي (مقدر من تسلسلات دنا المايتوكوندريا) لـ ٤٥ نوعًا، ونوع تحتيّ من أوريول "العالم الجديد" (أوملاند ولانيون ٢٠٠٠).

ويبدو أن كساء الطيور يتطور تحت تأثير كل من الانتقاء الطبيعي والانتقاء الجنسي، ولكن العناصر الإيكولوجية والتطورية المحددة التي تدعم معاودة ظهور تشكيلات كساء بعينها ما زالت غير واضحة، ويمكن أحيانًا تمييز مجموعتين من الاحتمالات العامة؛ أولاً، ربما توجد في الأساس مجموعة غير محددة من أنماط الكساء يمكن الوصول إليها، ولكن تكرار وجود عناصر انتقائية (مثل ظروف الإضاءة في بيئة الطائر، أو تفضيل الأنثى لبقع ملونة محددة على الذكور)، يحد من نواتج التطور، ويحصرها في المنظومة الفرعية من التشكيلات التي نلاحظها. وهناك احتمال بديل بأن قيود الجينات أو النمو تحصر عدد احتمالات الكساء المتاحة؛ بحيث إن معاودة الظهور تعكس تكرار حدوث المراحل التطورية الانتقالية (المؤقتة)، ضمن عدد محدود من البدائل الممكنة، ولعل الحقيقة تكمن في مكان ما بين هاتين النظريتين، وأن تراكم النتائج التجريبية (بما في ذلك تحديد الأساس الجيني لأنماط الكساء في مختلف الأصناف) سيحدد الأمر في النهاية.

وقد أجريت إحدى هذه التجارب حديثًا فقط، وجاءت بمفاجأة؛ حيث قام نيكولاس منداي وزملاؤه **Nicholas Mundy and colleagues** مستخدمين تقنيات معملية معقدة بتشريح الآليات الجينية الجزيئية المسببة للتطور المستقل لأنماط الكساء القاتم لكل من إوزة الجليد **Anser caerulescens** والـ"كركر" القطبي **Arctic Skua (Stercorarius parasiticus)** الشبيه بالنورس. ويوجد داخل كل من هذه الأنواع بعض الأفراد ممن لهم كساء أبيض في غالبه، على حين يتميز غيرهم باللون الداكن، كما أن هناك مجموعة ذات ألوان متوسطة.

في ظاهر الأمر، لم يكن لدى العلماء أي سبب للتفكير في أن للألوان المميزة لهذين النوعين، أي أساس جيني مشابه (إن لم يكن متطابقًا)؛ لأن هذين النوعين متباعدان من ناحية القرابة، كما أن أنماط درجة السواد قد تكون مُعقدة جدًا في بعض الحيوانات الأخرى؛ وهناك على سبيل المثال أكثر من ١٠٠ جين تؤثر

على كمية صبغة الميلانين وتوزيعها في جلد فئران المعامل، ولكن ثبت في هذه الإوزات والنوارس- على حد سواء- أن تغييرات محددة في أحد الأحماض الأمينية في أحد البروتينات الذي ينتجه مستقبل الميلانوسين -١ Melanocortin-I receptor (جين MCIR)، هي المسئولة عن التحول بين الكساء الأبيض والداكن (وفي واقع الأمر يبدو أن هذا البروتين ذاته مسئول عن الأكسية البيضاء والداكنة في بعض القوارض (انظر الفئران الباهتة والداكنة أعلاه).

ويوجد البروتين MCIR في الميلانوسايتس Melanocytes (الخلايا المتخصصة في إنتاج الصبغة) وهناك، واعتمادًا على بنيته الجزيئية المحددة، يتحد البروتين مع هرمونات معينة تجوب جسم الحيوان، ويعمل بالتالي كصمام قوي للسماح بإنتاج صبغة الميلانين أو وقفها ويمكن لأنواع جين الداعمة لإنتاج الميلانين أن تهيمن على الآليات غير الداعمة لإنتاجه، وعلى ذلك تمتلك الطيور متغايرة الزيجوتات Heterozygous كساء وسطًا بين الأبيض والداكن لذوي الزيجوتات المتماثلة؛ إضافة إلى ذلك يبدو أن اللون الأسود في كل من الإوز والنوارس هو حالة كساء مستحدثة، وبمقارنة شدة درجة الاختلاف في تنوع الجينات بين التسلسلات الجينية المكتسبة في مقابل جينات السلف، ثم تفسير النتائج في سياق الساعة الجزيئية، فقد قدر مندواي وزملاؤه أن هذا التعدد في الألوان قد يكون منشأ منذ بضعة مئات من آلاف السنين. هذا، وقد أوضحت الدراسات الميدانية أن لألوان الكساء الأبيض والأسود تأثيرًا على اختيار الأزواج وتخضع بالتالي بقوة إلى عامل الانتقاء الجنسي.

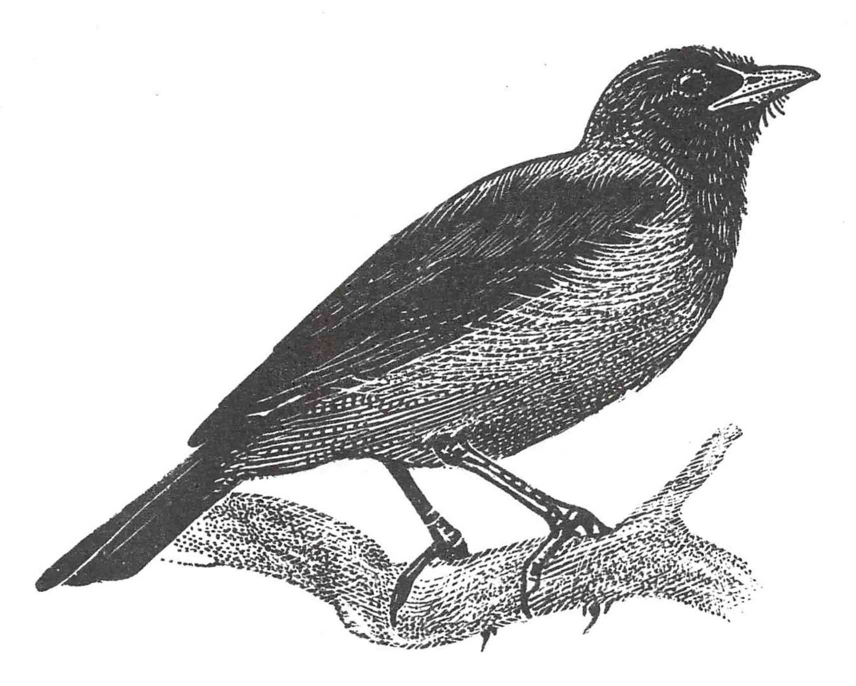
تكمن دلالة هذا المثل بالذات في إمكانية عدد بسيط من الآليات الجينية إحداث بعض التغييرات البارزة في تحول الألوان وتكرارها في الطيور (والحيوانات الأخرى)، وعلى الرغم من عدم وجود صلة قرابة بين الإوز والنوارس لكن كلاهما طور داخليًا- بشكل مدهش- أشكالاً متعددة من الكساء ذي

اللـــونين الأبيض والأســـود، والذي ثبت أنه حـــدث بـــسبب تحـــورات مماثـــــلة في الجين نفسه.

ويطرح هذا الأمر سؤالاً أوسع: هل يمكن أن تكـــون مختـــــلف أنمـــــاط الألوان- متكررة الظهور- في الطيور واقعة تحـــت تحكـــم تغييـــرات تطوريـــة "مفتاحية" تتضمن عددًا محدودًا من الجينات، أم أن آليات التحكم أكثر تنوعًا وتعتمد علي كل نوع بذاته؟ وفي قول آخر: هل توجد أية عموميات جينية تشكل الأســـاس مثلاً للصفات التي يشترك فيها- على الأقل من الناحية المظهرية- كل من طـــائر الشمس ذي العنق الأرجواني **Purple- throated Sunbird**، وطائر الكوتنجـــا ذي العنق الأورجواني **Purple-throated Cotinga**، أو الطائر المغرد واربلر الأصهب **Rufous-vented Warbler**، والطائر المغرد تيت الأصهب **Rufous-vented Tit**، أو طائر الصرد ذي المنقار الأصفر **Yellowbilled Shrike**، وغراب العقعـــق ذي المنقـــار الأصـــفر **Yellow-billed Magpie**، أو النـــورس ذي العـــين البيـــضاء **White-eyed Gull**، وطائر الفيريو ذي العين البيضاء **White-eyed Vireo**؟ يحتاج الحصول على إجابات عن هذه الأسئلة إلى المزيد من البحث، ولكن- على الأقل- لا يوجد نقص في أجناس الطيور ولا في بقع أجسامها الملونة.

طائر البيتوهوي السام

في أحـــد أيـــام عـــام ١٩٨٩ كـــان جـــاك دومبـــاخر **Jack Dumbacher**، وهو طالب متخرج يجري بحوثًا ليحصل على الدكتوراه، يصطاد الطيور في غابات غينيا الجديدة، عندما بدأ فجأة في الإحساس بخدر في شفتيه وفمه، واستمرت الحالـــة لعدة ساعات. وقعت الحادثة بعد أن لعق جاك يده بسبب خدوش حـــدثت بهـــا إثـــر محاولتـــه تخلـــيص أحـــد طيـــور البيتوهـــوي المغطـــى **Hooded Pitohui** **(Pitohui dichrous)** من شباكه، ومن المفارقات أن تصبح هذه التجربة غير السارة لجاك حادثًا إيجابيًا في تاريخ حياته العملية، وتطورًا مثيرًا في مجال علـــم الطيـــور؛ فقد عثر جاك وهو غير متنبه، على أول مثل عرفه العالم الغربي عن طائر سام.



طائر البيتوهوي المغطى

تنتشر السموم المصنعة بيولوجيا في كثير من الكائنات لسبب واضح، وهو إعاقة المفترسين، وهناك ترسانات مدهشة من المركبات المؤذية تصنعها جموع البكتيريا، والنباتات، والحيوانات. ونذكر مجرد أمثلة قليلة؛ فالبنسلين مثلاً سلاح وقائي تنتجه الخميرة طبيعيًّا (وصنعه الإنسان بعد ذلك) لقتل البكتيريا، وتعد خلات الفلورين مكونًا أساسيا لبعض سموم الفئران، مادة كيميائية قاتلة، وتنتجها عديد من النباتات الأسترالية كدفاع ضد الثدييات آكلة النباتات، كذلك فإن الهوموباترأكوتوكسين **Homobatrachotoxin** سم يؤثر على الأعصاب والعضلات، ويصنع في جلد ضفادع أمريكا اللاتينية لطرد الأعداء المفترسين (انظر الجزء التالي)، وقد تبين من الفحص الكيميائي الدقيق أن الهوموباترأكوتوكسين هو أيضًا السم الذي يتغلغل في جلد وطيور البيتوهوي

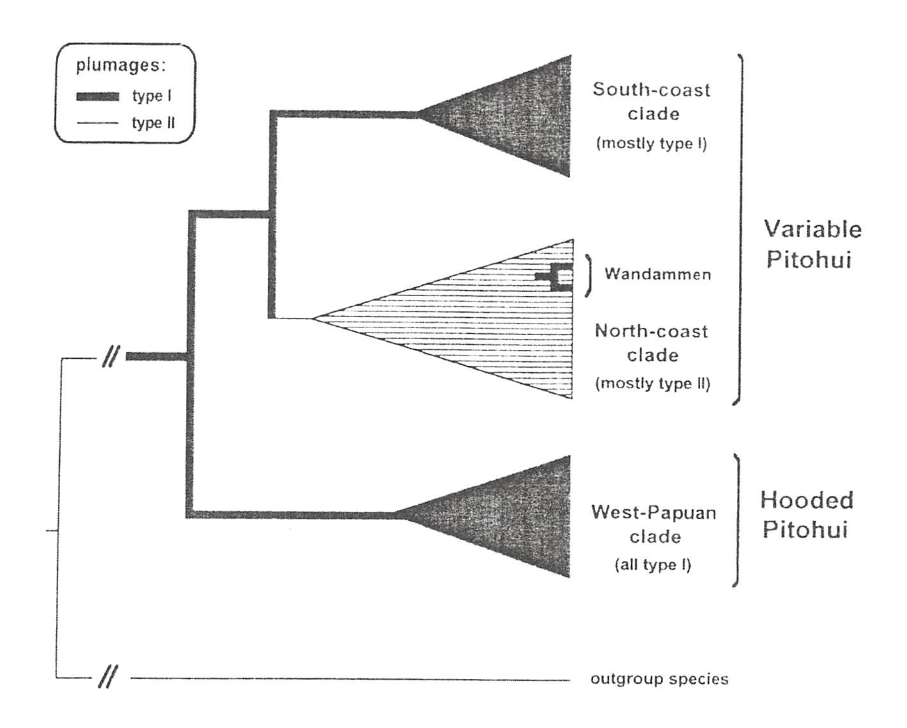
وريشها. ويُعد هذا أحد أكثر الأمثلة إدهاشا- في علم الأحياء برمته- على التطور التقاربي، على مستوى الكيمياء الحيوية، بين صفتين محددتين يشترك فيهما كائنات مختلفة اختلاف الطائر عن الضفدعة.

وخشية من أكلهم عن طريق الخطأ، فقد قامت معظم الأنواع المحتوية على سموم بتطوير إشارات تعلن صراحة عن أذاها للمفترسين، وعادة ما تطلق الميكروبات والنباتات السامة، روائح كريهة تبعد بها الراغبين في الطعام، وتكتسي الضفادع السيمية **Poison-dart frogs** دندروباتيدي **(Dendrobatidae)** السامة كساءً براقا، مما يجعل المفترسين يستريبون إلى أقصى درجة (انظر الجزء التالي)، ولا زال الأمر غير واضح بالنسبة لكيفية تنبيه طائر البيتوهوي لأعدائه قبل فوات الأوان، وليس لسم الهوموباترأكوتوكسين رائحة مميزة في حد ذاته، ولكن يحتمل أن يفرز الطائر مواد كيميائية أخرى ذات رائحة كريهة يمكن التعرف عليها من قبل المفترسين، ربما كان هناك شيء ما في لون الطائر أو صفات الريش مما ينفر المفترس قبل تناول الوجبة القاتلة، ويكتسي البيتوهوي المغطى عموما بريش أسود وأحمر طوبي صارخ (نمط الكساء رقم ١)، ولكن هناك أنواع سامة أخرى وعلى قرابة لصيقة مع الأول، معروف باسم بيتوهوي المتغير **Variable Pitohui (P. kirhocephalus)**، وتتضمن عددا من الأعراق الجغرافية المعروفة، ولها ألوان رمادية وبنية كالحة بصفة عامة (نمط الكساء رقم ٢).

وقد حيرت العلاقات الإيكولوجية والتطورية بين طيور البيتوهوي المغطاة والمتغيرة علماء البيولوجيا، ويوجد النوعان في المناطق نفسها عبر غينيا الجديدة، ولكن يختلف شكل كساء البيتوهوي المتغير بشكل كبير من منطقة جغرافية إلى أخرى بأسلوب يقارب شكل رقعة الشطرنج (يتغير اللون في كل مربع)، يتشح البيتوهوي المتغير في بعض المواقع بكساء أسود وأحمر صارخين (نمط الكساء رقم ١)، مثله في ذلك مثل البيتوهوي المغطى، ولكنه يتشح غالبا بكساء كالح الألوان في مناطق أخرى (نمط الكساء رقم ٢)، فما السبب في هذا التوزيع الغريب؟.

وأينما يتشابه النوعان فهناك نظرية واضحة لتفسير التشابه وهي أن الاثنين شبيهان "مولليريان" Mullerian mimics؛ حيث نشأ نمط الكساء رقم ١ الصارخ من خلال التطور التقاربي من أجل إبعاد المفترسين. وقد سميت ظاهرة التشابه "المولليري" على اسم عالم الطبيعة "موللر" Muller في القرن التاسع عشر ١٨٧٩، وهي شكل من أشكال الدعم الإعلامي المتبادل، حيثما وجد اثنان أو أكثر من الكائنات السامة، فطوَّرا آليات التحذير نفسها لتنبيه المفترسين إلى منتجاتهم السامة، وهذه التأقلمات معروفة جيدًا، خصوصًا في الفراشات، وهناك على سبيل المثال بعض فراشات جنوب أمريكا من أنواع هيليكونياس **Heliconius** لا يأكلها الطير، وتدعم رسائلها المضادة للمفترسين من خلال تنسيق تغيير ألوان أجنحتها- حسب وجودها الجغرافي- إلى الألوان الزاهية (انظر الفراشات المحاكية بأسلوب موللر فيما يلي).

فهل يمكن بالمثل أن تكون مشاركة طيور البيتوهوي في ألوان كسائها ناتجة عن تطور تقاربي لألوان التحذير؟ إذا صح ذلك فستكون هذه إحدى الحالات القليلة جدًّا الموثقة لنظرية "المحاكاة المولليرية" في الطيور، وفي المقابل قد يكون التشابه الكبير في نمط الكساء رقم ١ في نوعي البيتوهوي مجرد ظاهرة مصطنعة تاريخيًّا تُعزى إلى احتفاظ منيهما بنمط الألوان البدائي **(Plesiomorphic)**.



شكل ٣ ـ ٤

التصنيف التطوري الجزيئي المقدر لمجموعات جغرافية مختلفة من البيتوهوي؛ سواء المتغير أو المغطى (دومباخر وفلايشر ٢٠٠١)، ويظهر هذا الرسم نمط الكساء رقم ١ من مجموعة شبه جزيرة "واندامن"، مغمور بعمق داخل حزمة النمط رقم ٢ من الساحل الشمالي.

وقد ساعدت الأبحاث الحديثة لجاك دومباخر وروب فلايشر **Rob Fleischer** ٢٠٠١ على تحديد الموقف بشأن هاتين النظريتين المتنافستين، وقد قام الباحثان بعمل رسم بياني لأنماط الكساء المتبادلة على خريطة تصنيف البيتوهوي الجزيئية، وتمكنا من الكشف عن دليل يميل في غالبه إلى معارضة (مع وجود حالة واحدة مؤيدة) اقتراح ظهور "المحاكاة الموللرية" من خلال التطور

التقاربي في هذه الطيور (الشكل٣-٤)، وقد وجدا أولاً، أن نمـط الكـساء رقـم ١ يرجع غالبا إلى سلف قديم سابق على كل هذا التصنيف برمته، وفي قـول آخـر: إن تشابه الكساء مع نمط البيتوهوي المغطى في معظم أنواع طيـور "البيتوهـوي المتغير" ذات نمط الكساء رقم ١ يرجع غالبا إلى الاحتفاظ بالحالة الأصـلية لكـلا النوعين، وعلى أية حال فقد جرى تفضيل نظرية التطور التقاربي في حالة واحـدة محددة، وقد وجدت مجموعة من طيور "البيتوهوي المتغير، ذات نمط كساء رقم ١ في شبه جزيرة "واندامن" **Wandammen** على الساحل الشمالي لغينيـا الجديـدة، منغرسة تصنيفيًا بعمق داخل حزمة تطورية لهذا النوع، مما يتمتع بـاقي أفرادهـا بالنمط رقم ٢ للكساء. بناء على ذلك، يبدو محتملاً جدًا، في هذا الموقع الجغرافي، أن الـ"بيتوهوي المتغير" اكتسب- بصفة ثانوية- من خلال التطور التقاربي نمـط كساء يحاكي التلون التحذيري لطيور "البيتوهوي المغطاة" التي تعيش في المنطقـة الجغرافية ذاتها من دون تناسل بيني (**Sympatric**).

وعلى الرغم من تمشي هذه النتائج التصنيفية مع المحاكاة المولليرية التقاربية، فإنها لا تثبت الحالة. حتى بالنسبة إلى مجموعة شبه جزيرة "وانـدامن". وسـيحتاج إثبات الدليل إلى مزيد من الأبحاث المعملية والميدانية التي تتلخص مـن احتمـالات متنافسة عديدة؛ مثل احتمال أن تكون الشجرة الجزيئية غير صحيحة من أساسـها، أو أن يكون هناك نظام في إعادة الهيكلة الحالية بتحديد موقع أنماط الكساء السلفية علـى الشجرة الجزيئية، أو أن تكون الجينات المسئولة عن نمط الكساء من خـلال تهجـين سابق متكرر مع البيتوهوي المغطى؛ أو أن أنماط الكساء المختلفة تعكس في حقيقتها حالات مختلفة للبيئة أكثر مما تعكس خواص الجينات المسببة لها.

ويحتاج الأمر أيضا إلى مزيد من الأبحاث؛ من أجل فهم سبب عدم ظهور نمط الكساء رقم ١ على باقي مجموعات الـ"بيتوهوي المتغير" علـى الـساحل الـشمالي، وربما- على سبيل المثال- لا تكون كل المجموعات سـامة بالقـدر نفـسه، وتـستفيد

الأشكال الأقل سمية من اقتنائها لكساء مضلل بدلا من أكسية صارخة، وتتمثل نقطة أخيرة في أنه بالنسبة إلى مشاركة نوعي البيتوهوي في نمط الكساء الزاهي (نمط رقم ١)، في باقي أنحاء غينيا الجديدة، فإن النتائج العامة لتحليل تصنيف الخواص، وبكل تأكيد، لا تستبعد احتمال أن يكون الانتقاء من خلال "المحاكاة المولليرية" قد لعب دورا مهمًا في الاحتفاظ (في مقابل اصطناع التطور المتقارب) بهذا التشابه في الكساء، وبعد كل شيء، فإن البراعة الفنية للانتقاء الطبيعي قادرة بكل تأكيد على تشكيل الطينة البيولوجية لكل من السلف والأشكال المستحدثة.

الألوان التحذيرية للضفادع السامة

يشير مصطلح "تلون تحذيري" إلى امتلاك بعض الأنواع المعينة من الكائنات القابلة للافتراس لإشارات لونية زاهية للإعلان عن خواصها الخطرة للمفترسين، وتُعزى هذه المخاطر بصورة نموذجية إلى مواد كيميائية مؤذية أو سامة في جسد الفريسة (انظر أعلاه، البيتوهوي السام)، وتتحاشى المخلوقات ذات التلون التحذيري **Aposematic creatures** الاعتداء عليها، من خلال إظهارها الصريح لألوان وأشكال واضحة، يتعلم المفترسون ربطها بمذاقها غير المريح.

وتوجد ظاهرة التلون التحذيري في كثير من مجموعات اللافقاريات (مثل رخويات سبيكة البحر **Nudibranch** السامة، ومختلف الفراشات السامة)، كذلك توجد الظاهرة في بعض الطيور، والأسماك، والثعابين، والبرمائيات.

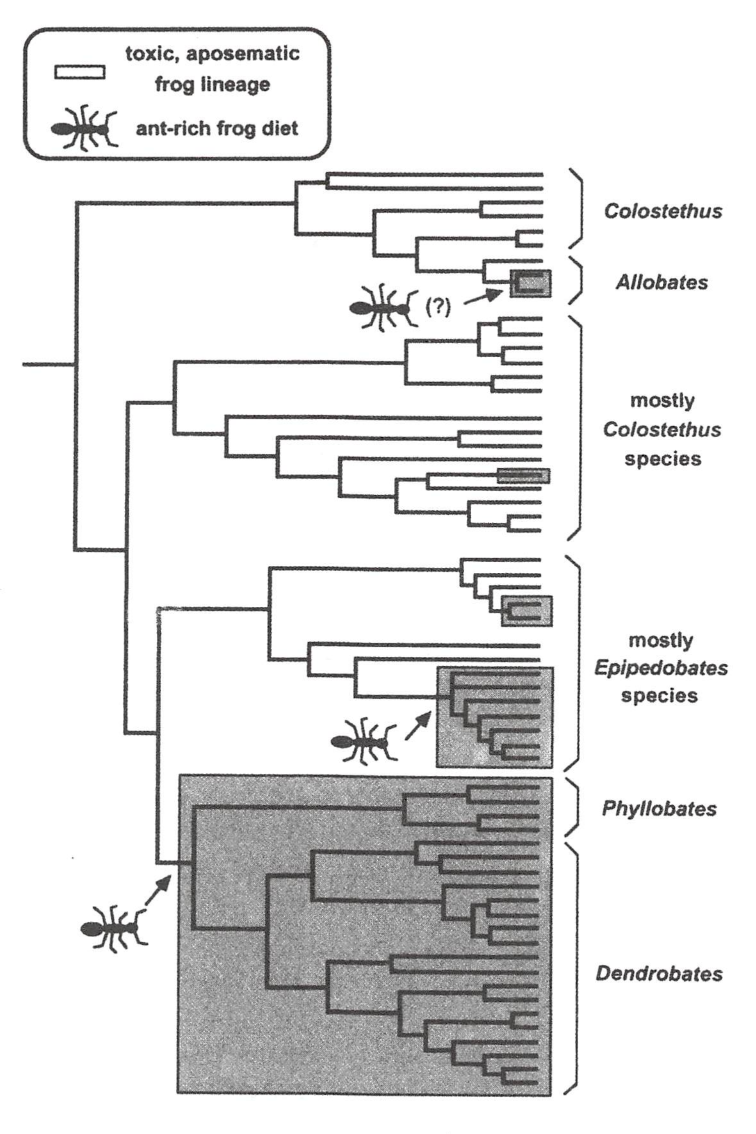
ويشتمل أحد الأمثلة البارزة للفقاريات، على الضفادع السمية السامة دندروباتيدي وتضم هذه العائلة أحادية التصنيف أكثر من ٢٠٠ نوع نهاري تستوطن جنوب أمريكا، كما تضم أنواعا خافية وأخرى ملونة تحذيريًا: حيث تمتلك الأشكال زاهية الألوان مواد سامة شبه قلوية، يُعزى مصدرها إلى نوعية غذائها. وتظهر مدى سمية هذه المواد الجلدية من ممارسة بعض الهنود الأصليين في هذه

المناطق بسحر [illegible] يصطادونها عن طريق النفخ في قصبة مفرغة بسم مستخلص من جلد ضفادع السهام السامة الصغيرة؛ من أجل قتل صيدهم، ويعتقد أن معظم، إن لم يكن كل، ضفادع الدندروباتيدي شديدة السمية لها ألوان متأججة، وتتميز أنواع مختلف الأنواع بألوان براقة مثل الأزرق، أو الأخضر، أو الأحمر، أو البرتقالي، أو الأصفر، وتتخللها في العادة بقع داكنة سوداء، وقد تكون هذه الألوان جميلة بشكل غير عادي في نظر الإنسان، مما جعل هذه الضفادع شائعة بصفتها حيوانات أليفة بالمنازل، وعلى أية حال فإن وظيفة هذه الألوان في الطبيعة هي إبعاد المفترسين الذين يفترض أنهم يفسرون هذه الأنماط بصفتها منفرة، بدلاً من رؤيتها جذابة، وليست مسألة الافتراس مجرد مخاطرة نظرية فحسب بالنسبة للضفادع السيمية، كما تدل على ذلك حقيقة أن أنواع ضفادع الدندروباتيدي غير السامة، تتلون بألوان خفية تختلط مع ألوان البيئة المحيطة بها.

ومتى نشأ التلون التحذيري في الأنواع السامة يصبح من السهل فهم المحافظة عليه تطوريًا. وعلى أية حال فكل أصل تطوري من سلف خفي مانع الألوان يمثل لغزا محيرا. ومتى نشأت خصائص التلون التحذيري لأول مرة في نوع فريسة سامة فلا مناص من كون معدل انتشارها منخفضا في البداية؛ إضافة إلى ذلك، فمن غير المرجح أن تكون هذه الصفة مفضلة بالانتقاء الطبيعي بصفة مبدئية، لأن وضوح ألوانها- في أول ظهورها- حري بجعلها عرضة أكثر (وليس أقل) لمهاجمة المفترسين لها الذين لن يكون لديهم دراية بخطورتها، ويأتي السبب الثاني للاعتقاد بندرة ظهور التلون التحذيري وصعوبته الشديدة من ملاحظة أن المواد السامة، شبه القلويات، شديدة التعقيد كيميائيًا، وقد تمثل تحديا أيضا (تعامل الجسم معها كيميائيا) لنوع الفريسة في تصنيعها واستخدامها بأمان، فإذا صحت هذه التكهنات- بأن كل تحول إلى السمية وإلى التلون التحذيري يمثل عائقًا بيولوجيًّا مهمًّا- يصبح من المنطقي إذًا افتراض أن الأنواع المتقاربة التي تظهر لديها هذه المتلازمة Syndrome أحادية الأصل (وليست متعددة الأصول) بشكل نموذجي، وتلك هي الرؤية العامة بالنسبة إلى الضفادع السيمية السامة.

وعلى أية حال، فقد رسمت نتائج التحليلات الجزيئية الحديثة المستمدة من عشرات أنواع ضفادع الدندروباتيد صورة مختلفة تماما (سانتوس وزملاؤه Santos et al. ٢٠٠٣) فقد ثبت أن الأنواع البراقة، السامة، تنتشر عبر تصنيف الدندروباتيد بأساليب تشير بوجود أربعة أصول على الأقل (ويحتمل خمسة) تطورية مستقلة لمتلازمة السم- التلون التحذيري (شكل ٣-٥)، وهناك تجمع يضم أكثر من ٢٠ نوعا سامًا (من أجناس شقيقة دندروباتيس Dendrobates وفالوباتيس Phyllobates) يمثلون حزمة، ولكن تظهر خطوط نسل أصغر في أماكن أخرى من شجرة التصنيف.

كما نشأت مفاجأة أخرى من تصنيف الخواص هذا؛ حيث تتكون معظم الحزم السامة الملونة تحذيريًا من أنواع تعتمد في غذائها بشكل متخصص على النمل والنمل الأبيض والعث، على حين تتغذى الأنواع "الخفية" على وجبات أكثر تنوعًا (شكل٣-٥)، وقد كان الدليل متوفرًا من قبل على استخلاص ضفادع الدندروباتيد السامة لجزء من سمومها الطاردة للمفترسين على الأقل (مثل الإيزيدين Izidines، والبوميليوتوكسين Pumiliotoxins) من النمل الذي يقتات عليه، وفي الواقع فمن المعروف أن الضفادع السهمية السامة التي تجري تغذيتها في الأسر على ذباب الفاكهة تفقد كثيرًا من سميتها، وتدل التحاليل التصنيفية أن الأصول التطورية للسمية وللتلون التحذيري في ضفادع الدندروباتيد مرتبطة بالأصول التطورية للتخصص الغذائي، وعلى أية حال، فإن الترتيب المحدد للتحول التصنيفي من تكوين غير سام إلى تكوين سام، ومن الخفية إلى التلون التحذيري، ومن الغذاء العام إلى التخصص في الأطعمة، مازال قيد التحديد من خلال المزيد من التحاليل والتجارب، وعلى سبيل المثال يشير أحد الاحتمالات إلى أنه عندما يحدث أن تقتني الضفادع شحنات أعلى من السموم، بانتقالها إلى غذاء غني بالنمل، فإن ذلك يحرك ضغوطا انتقائية للمزيد من التخصص في الطعام وتطور التلون التحذيري.



شكل ٣ـ ٥

تصنيف تطوري جزيئي (مقدر من تسلسلات دنـــا المايتوكونـــدريا) للـــضفادع السامة (سانتوس وزملاؤه ٢٠٠٣).

وقد ركزت دراسة تصنيفية أخرى عن الضفادع السهمية السامة على تفاصيل الألوان التحذيرية في عديد من أنواع ضفادع الدندروباتيس البيروفية. وقد أبدت التجمعات الجغرافية المختلفة للنوع المعروف باسم الدندروباتيس المقلد D. imitator ثلاثة أنماط من التلون التحذيري: بقع بنية سوداء على خلفية صفراء، وخطوط أفقية صفراء على خلفية بنية سوداء، وشرائط طولية صفراء على خلفية بنية سوداء. ويتشابه كل نمط من أنماط تلون الدندروباتيس المقلد، إلى حد كبير، مع مماثل له يعيش في البيئة ذاتها (د. فاريابيليس D. variabilis، ود. فانتاستيكوس D. fantasticus، ود. فنتريماكيولاتوس D. ventrimaculatus على التوالي).

وقد أكد أحد بحوث التصنيف الجزيئي للخواص المستند إلى تسلسل دنا المايتوكوندريا، أن هذه الأشكال المختلفة للدندروباتيس المقلد تتبع جميعا خطًا سلاليًا أحادي التصنيف، مختلفا جينيًا عن الأصناف الثلاثة المذكورة عاليه، وأصبح من الواضح أن العلاقات غير التناسلية نشأت من خلال أحداث متعددة، ويدعم من يعيشون منهم معًا بعضهم البعض بشأن تحذيرهم للمفترسين وقد قدمت هذه الدراسة أول دعم تصنيفي جزيئي في أي من البرمائيات، لنوع من المحاكاة المولليرية، يقوم فيها نوع متعدد الأشكال بمحاكاة مختلف الأنواع التي تعيش في مناطق جغرافية مختلفة.

الفراشات والمحاكاة الموللير ية

يتمثل أحد أكثر الأمثلة المعروفة إدهاشًا بشأن المحاكاة بين الكائنات التي تعيش في منطقة جغرافية معينة في سياق المحاكاة الموللير ية (انظر الجزء السابق)، فراشات العالم الجديد السامة. وما يميز هذا الموقف هو الدقة البالغة في

تفاصيل أنماط الألوان التحذيرية للأجنحة، ويشترك فيها عديد من نوع هيليوكونياس Heliconius والأجناس المتصلة بها مما يعيشون في منطقة ما بعينها، ولعله لا يوجد موقع آخر أكثر من هذه الفراشات الجميلة، استخدمت فيها فرشاة الانتقاء الطبيعي بمهارة فنية فائقة عبر التطور المشترك للتحذيرات الصنفية للمفترسين المحتملين.

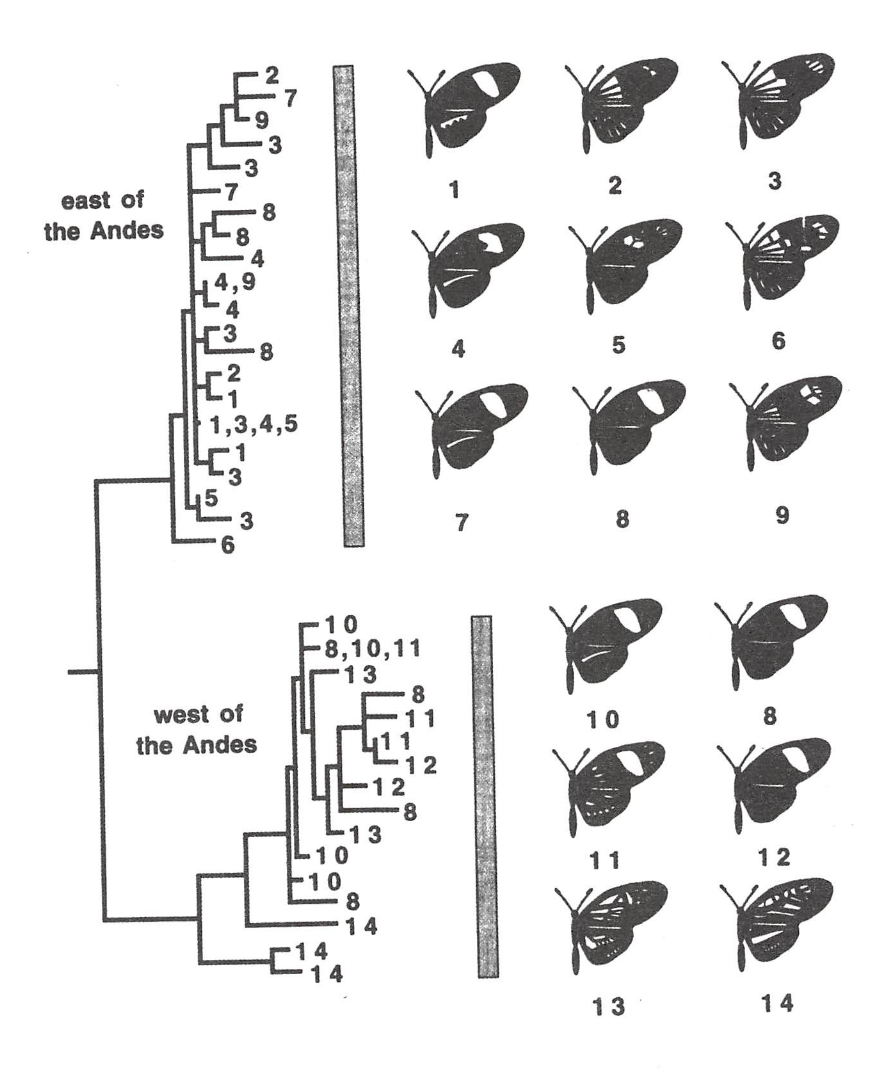
ويوجد أربعة أنماط محاكاة مختلفة- على الأقل- يشتمل كل منها على عدد يصل إلى ١٢ نوعا من الهيليكونيني Heliconiine، تشترك جميعها في تصميم مميز لألوان الجناح؛ ليعلنوا بها عدم مناسبة الفراشات لذوق الطيور، ويحظى هذا الأمر باهتمام خاص؛ لأن أعراقًا مختلفة من كثير من هذه الأنواع البيولوجية تختلف اختلافًا جذريًا عبر القارة، وكثيرًا ما تغير مختلف الأنواع، من الأنماط المحددة لتلون أجنحتها حسب مكان وجودها، وفي قول آخر: كثيرًا ما تتشابه أنماط تلون أجنحة مختلف الأنواع البيولوجية التي تعيش في منطقة جغرافية معينة، مع فراشات الأنواع الأخرى التي تشاركها المعيشة في المنطقة ذاتها إلى درجة أكبر مما تتشابه ألوان أجنحة الفراشات المنتمية إلى أحد الأنواع المنعزلة في تلك المنطقة، ولبعض أنواع الهيليكونيوس أكثر من ٢٠ شكلاً جغرافيًا، يتخذ كل منها- بأسلوب نموذجي- نمط تلون نوع أو نوعين من الفراشات الأخرى التي تستوطن المنطقة نفسها إلى درجة تكاد تكون متطابقة.

وهناك نوعان مما جرت دراستهما بشكل مستفيض، ألا وهما: هـ. إيراتو H. erato، وهـ. ميلبوميني H. melpomene، ويتكون كل منهما من عدة أعراق جغرافية تختلف جذريًا في تصميم ألوان أجنحتها، وعلى سبيل المثال يوجد لدى أحد أعراق لون الأجنحة، في إطار كل نوع، نقط باهتة صغيرة وخطوط طويلة على خلفية سوداء، على حين يبدي عرق آخر لطخات حمراء كبيرة على الأجنحة

الأمامية، كما يشكل عرق آخر، شرائط براقة قزحية على الأجنحة الأمامية والخلفية، وتبدى أيضا الأعراق المختلفة من النوعين انسجاما مدهشا مع جغرافية المنطقة؛ فعلى سبيل المثال فإن المنطقة التي يعيش فيها العرق ذو اللطخ الحمراء من الهـ. إيراتو تتشابه إلى حد كبير مع المنطقة التي يعيش فيها العرق ذو اللطخ الحمراء من الهـ. ميلبوميني، وهكذا الحال أيضا مع حوالي ٢٠ زوجا عرقيًا من النوعين؛ بناءً على ذلك، فإن الأفراد من النوعين يدعم بعضها البعض في أي منطقة جغرافية فيما يتعلق بتحذيراتها المضادة للمفترسين.

وفي محاولة لتقدير الإطار الزمني العام الذي نشأت فيه هذه الأنماط التطورية لنماذج المحاكاة، قام براور **Brower** ١٩٩٤ أولاً بإجراء مسح لتسلسل دنا المايتوكوندريا في أعراق ألوان الأجنحة للهـ. إيراتو. وقد كشفت التحليلات التصنيفية لهذه البيانات عن انقسام تاريخي في كل المجموعات، بين شرق وغرب جبال الإنديز وغربها (شكل ٣-٦). وتبدو هذه النتائج محتملة إلى حد بعيد، نظرًا لأن جبال الإنديز لا بد أن تكون قد شكلت عائقًا جغرافيًا لانتقال هذه الحيوانات، ومن ثم لتبادل الجينات عبر الجبال بالنسبة إلى هذه الأنواع التي تعيش في الأراضي المنخفضة. وتدل شدة التفرق الجيني في دنا المايتوكوندريا على انقسام المجموعتين الشرقية والغربية، منذ حوالي ١,٥ – ٢ مليون سنة.

وفي المقابل، فقد ثبت أن مختلف مجموعات الهـ. إيراتو، الواقعة ضمن أي من المنطقتين الشرقية أو الغربية، لا تكاد تختلف عن بعضها البعض، وعلى ذلك، ومن واقع المعيار الجيني الجزيئي نفسه، فلا بد أن لهما ارتباطات تاريخية أكثر حداثة. هذا، ويتباين التجانس الجيني النسبي في كل من المجموعات في المناطق الشرقية أو الغربية بشكل بارز، مع عدم التجانس الجغرافي في نماذج ألوان الأجنحة؛ مما يشير بقوة إلى ضرورة سرعة نشوء هذه الأنماط المختلفة جذريًا في ألوان الأجنحة (وربما أيضا بصفة متكررة) عبر عملية التطور (شكل ٣ – ٦).



شكل ٣ ـ ٦

تصنيف تطوري ضمني (مقدر من تسلسلات دنا المايتوكونـــدريا) لمجموعــات جغرافية مختلفة وأعراق، للون الأجنحة للهيليكونياس إيراتو عبر جنوب أمريكا الاستوائية (براور ١٩٩٤).

وقد أفادت دراسة لاحقة لبراور ١٩٩٦ باستنتاجات مشابهة فيما يتعلق بـــــ الهـــ. ميلبوميني، وإن جاءت ببعض الإضافات المهمة؛ حيث فرقت تصنيفات هـــذا النوع العميقة، بين المجموعات القاطنة في غيانا وبين المجموعات الأخـــرى فـــي سائر أنحاء أمريكا الجنوبية، ويشير هذا الدليل- إضافة إلى دلائل أخـــرى- بقـــوة إلى التأريخات التصنيفية الجغرافية (انظر الفـــصل الـــسابع) لكـــل مـــن هــــ. ميلبوميني، و هـــ. إيراتو اختلفت بشكل واضح، على الرغم من حقيقة تشابه وضع التوزيع الجغرافي الحالي لأعراق تلون الأجنحة المحاكية بعضها الـــبعض، ومـــن الواضح أن الأنماط الخاصة بتلون الأجنحة تطورت تقاربيًا في هذين النوعين فـــي مناسبات عدة مستقلة.

وقد منحت دراسات "براور" مثلاً رفيعا عن إمكانيـــة التوصـــل إلـــى حـــل للخلافات التطورية الظاهرية- أحيانًا- بين البيانات الجزيئية والتصنيفية، من خلال العمل التصنيفي الفاحص بدقة.

وفي الحالة الراهنة، يعكس التباين الشديد بين التوزيع الجغرافـــي لخطـــوط النسل الجزيئية وأنماط تلون الأجنحة الاحتمال بتأثير القوى التطورية على هـــاتين المنظومتين من الصفحات وفي قول آخر: وفيما يتعلـــق بـــشأن تطـــور الأجنحـــة المتماثلة فلا بد من أن الضغوط المولليرية كانت قوية بدرجة كافية لتحـــل محـــل التصنيف الذي يبدو محتفظًا بصلاحيته في هيئة علامات جينية محايدة مثـــل دنـــا المايتوكوندريا.

ألوان اليرقات والأنواع المموهة

تتراوح التقديرات لعدد الأنواع الحية على الأرض ما بين مجرد مليون واحد إلى أكثر من مائة مليون، وعلى أية حال، فإن المعروف منها علميًا، ولـــه أســـماء رسمية في الوقت الحالي، حوالي مليونين، وكثير مما تبقى عبارة عن أنواع غيـــر

موصوفة، ويحتمل وجودها في مناطق لم تستكشف بعد بما فيه الكفاية، (مثل أعماق البحار، أو في الغابات الممطرة)، أو ضمن أصناف **Taxa** مدروسة بسطحية فقط (مثل كثير من مجموعات الميكروبات واللافقاريات)، ويتمثل أحد أسباب وفرة الأنواع التي تنتظر اكتشافها في أن البحث المنظم الدقيق لأي من المناطق الجغرافية، أو المجموعات التصنيفية، يكشف بصفة روتينية عن أنواع جديدة (أي لم يجر التعرف عليها من قبل)، ويقوم خبراء التصنيف في مجملهم، في الآونة الأخيرة، بوصف حوالي ١٨,٠٠٠ نوع كل عام (ويلسون **Wilson** ١٩٩٢).

وقد لعب تقدير تصنيف الخواص الجزيئي دورًا محوريًا في اكتشاف عديد من هذه الأنواع ووصف خواصها، وتتضمن إحدى الحالات المعبرة مجموعة من الفراشات "الهاربة"[١] **Skipper butterflies** في المداريات الجديدة[٢] **Neotropics**، وكان الاعتقاد السابق أن مجموعات متعددة من نوع واحد "أسترابتيس فولجيراتور **Astraptes fulgerator** تنتشر من جنوب الولايات المتحدة إلى شمال الأرجنتين، وتستوطن بيئات تتفاوت من الصحاري إلى الغابات الممطرة، ومن حدائق المدن إلى المناطق الطبيعية البدائية؛ فهل يمكن أن يكون هناك نوع واحد متحرر حقيقة في ميوله إلى هذه الدرجة ومتأقلم مع كل هذا المدى الواسع؟

وتشير تحليلات التصنيف الحديثة إلى عكس ذلك، وفي المقابل يبدو مرجحًا الآن وجود عشرة أنواع مموهة، وكل منها متخصص في بيئة معينة، وكلهم متنكرين كنوع واحد.

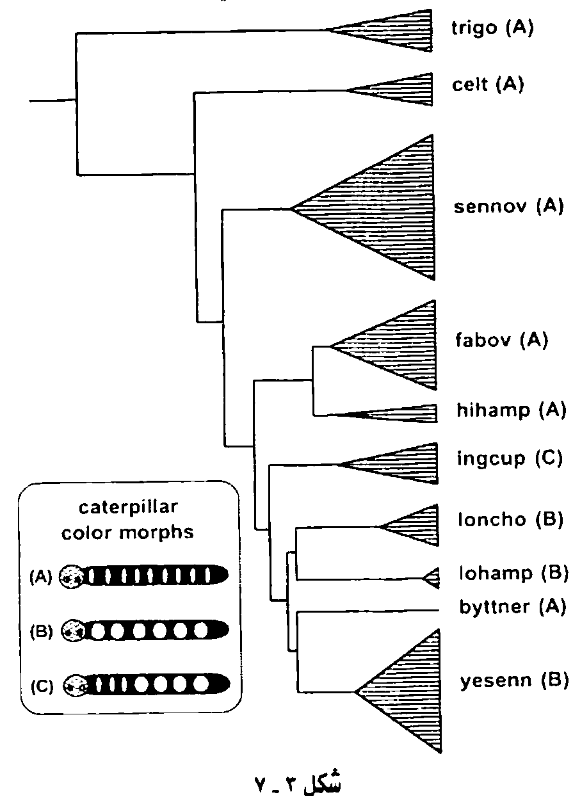
وقد جاء الدليل الأول من الدراسات المتعلقة بالجين المسئول عن إنزيم السايتوكروم أوكسيديز ١ في المايتوكوندريا **Cytochrome oxidase I** وقام هيبرت **Hebert** وزملاؤه ٢٠٠٤ بدراسة تسلسل السايتوكروم أوكسيديز ١ في مئات العينات

---

(١) سميت هكذا بالإنجليزية؛ نظرًا لمسار طيرانها السريع وغير المنتظم. [المترجم]

(٢) المنطقة البيوجغرافية، وتشمل جنوب المكسيك وأمريكا الوسطى والجنوبية وجزر الهند الغربية. [المترجم]

من فراشات **A. fulgerator**، وكشفوا عن مجموعات جينية فرعية عميقة لــم تكــن متوقعة من قبل (شكل ٣ - ٧)، وكانت درجة التفريعات الجينية تماثل تلك التي تفرق في العادة بين أنواع محددة في كثير من مجموعات الأصناف الأخرى، وتشير نتــائج التصنيف الجزيئي هذه بشدة (وإن كانت لا تكفي وحدها للإثبات) إلى تمثيل عدد كبير من الأنواع معزولة تناسليًا عن بعضها البعض في العينات المعنية.



شكل ٣ - ٧

شجرة تصنيف تطوري، على أساس تسلسلات السايتوكروم أوكسيديز ١ من دنا المايتوكوندريا لأكثر من ٤٥٠ فــردًا مـــن الفراشـــات الهرابـــة الأســـترابتيس فولجيراتور (هيبرت وزملاؤه ٢٠٠٤)، ومشار إلى الحـــزم المميـــزة (الأنـــواع المموهة) بمثلثات وأسماء موجزة مكتوبة بـــأحرف صـــغيرة. وتـــدل الأحـــرف الكبيرة على أنماط مختلفة من ألوان اليرقات (مبينة في أشكال كاريكاتيرية فـــي المربع الضمني).

وقد كشف المزيد من الفحص أن هذه الفروع الثانوية التصنيفية تتوافق تمامًا مع اختلافات التأريخات الطبيعية لهذه الفراشات وأنماط تلونها، مما جرى إغفاله في السابق، وعلى سبيل المثال يوجد ليرقات إحدى حزم الفراشات الهرابة (تريجو **Trigo** في شكل ٣ – ٧) حلقات ضيقة صفراء تحيط بأجسادها السوداء، وهي تتغذى فقط على النباتات من جنس تريجونيا **Trigonia** على حين تتميز اليرقات في حزمة "لوهامب" **Lohamp** (شكل ٣ – ٧) ببقع صفراء على جوانبها وتتخصص في أكل النباتات من جنس **Hampea**.

كما جرت التفرقة بين الفراشات من خلال طبيعة معيشتها؛ فعلى سبيل المثال، تعيش فراشات "لوهامب" **lohamp** – في المقام الأول– في الأراضي المنخفضة للغابات الممطرة، على حين تتخصص الـ**Hihamps** في المعيشة في الارتفاعات الوسطى في الغابات ذات السحب، ويمتد مجال الـ"تريجو" **Trigo** إلى الغابات الجافة، وإلى جانب هذه الميول المعيشية، فإن أحد الاكتشافات المحورية، بأن لكثير من حزم الفراشات مجالات انتشار متداخلة إلى درجات مختلفة، وقد أكدت كل هذه الملاحظات الميدانية، إضافة إلى دليل التصنيف الجزيئي، وجود عشرة أنماط جينية محددة داخل الـ**A. fulgerator**، وفي قول آخر: هناك عديد من الأنواع الأصيلة داخل باقة الفراشات الهرابة.

وتعطي هذه الدراسة مثلاً رفيعًا عن قدرة نتائج التصنيف الجزيئي على تحفيز إعادة تقييم الأمور بأسلوب منظم، مما يؤدي إلى التعرف على أنواع جديدة (انظر أيضًا الحفاظ على المرجان في الفصل السابع)، ومن الطبيعي أن النتائج قد تؤدي إلى العكس على طول الخط (كما يحدث أحيانًا) إذا ثبت مع الفحص الدقيق أن صنفين مميز واحد أو أكثر من الأصناف المعروفة، يتبعان في الواقع حوضًا جينيًا **Genetic pool** غير مميزًا واحدًا، (أي نوع بيولوجي واحد)، وفي كلتا الحالتين، يجب أن يكون واضحًا أن بإمكان تقديرات التصنيف الجزيئي أن تلعب أدوارًا محورية في وصف التباين الحيوي على كوكب الأرض.

وتقديرًا لهذه الحقيقة، ظهرت حديثًا مبادرة علمية جسورة معروفة باسم "باركود الدنا" **DNA barcoding**، وفكرتها الأساسية ممثلة بدراسة الفراشات الهرابة، وهي إعادة فحص جميع الكائنات باستخدام مقياس جزيئي معياري محدد تمامًا (مثل جينات السايتوكروم أوكسيديز ١)؛ للمساعدة في التعرف على الفروق التصنيفية البارزة، ولتحسين مفهومنا عن حدود الأنواع وأنماط التنوع الحيوي.

وعلى الرغم من التعرف على بضعة آلاف من الأنواع الجديدة سنويًا، فإن هناك آلافًا أخرى كثيرة في سبيلها إلى الانقراض، غالبًا بسبب تأثير الإنسان على البيئة؛ فهل يعني ذلك أن التنوع الحيوي العالمي سيبقى متوازنًا؟ والإجابة بالنفي؛ فسيبقى التنوع الحيوي كما هو، بغض النظر عن مدى كفاءة وصفه في ملخصاتنا التصنيفية. وكل اكتشاف لنوع جديد ما هو إلا حادث عارض، ولا يتضمن أي تغيير في حقيقة المسببات البيولوجية، وفي المقابل، فكل حادثة انقراض هي حقيقة بيولوجية ولا يمكن استعادتها؛ بناءً على ذلك، فحتى إذا زادت المحصلة النهائية لتعرفنا على الأنواع التي كانت خافية علينا في الطبيعة فإن الحقيقة المؤسفة أن التنوع البيولوجي الموجود في العالم الآن ما زال في هبوط حاد.

الفصل الرابع

الصفات الجنسية وأنماط التكاثر

لا توجد منطقة في عالم البيولوجيا، أكثر إثارة وبريقا، ومراوغة في بعض الأحيان، من الصفات الجنسية وأنشطة التكاثر. والعملية الإنجابية هي لُب عملية التطور، وقد اكتشفت الكائنات أساليب- تبدو لا نهائية- لنقل نسخ من جيناتها بنجاح إلى الأجيال التالية، بناءً على ذلك، تبدي الأنواع مجموعة متنوعة مدهشة من التأقلمات وأنماط الحياة الإنجابية، التي تتميز نشأتها وحواراتها البيئية التاريخية بكثير من الإثارة، وتوضح دراسات الحالة المسجلة في هذا الفصل كيفية إسهام دراسات تصنيف الخواص في الفهم العلمي للتحولات التطورية، الشاملة لعدد متنوع من خواص الكائنات مما له علاقة مباشرة بالتناسل؛ مثل التوالد العذري[1]، **Parthenogenesis Virgin birth**، وحمل الذكور، ووضع البيض، وترك البيض في رعاية الآخرين **Egg dumping**، وحمل الحيوانات الصغيرة **Live bearing**، والغرس المتأخر **Delayed implantation**، وبناء الأعشاش، والعناية بالفقس، والحضانة التطفلية **Foster parentage**. كذلك وفر توجه التصنيف التطوري للخواص إجابة محددة للسؤال التقليدي: أيهما جاء في البداية: الدجاجة أم البيضة؟.

الدجاجة أم البيضة؟

تُعد بحق بيضة الدجاجة أداة إنجابية مدهشة، وكون أحد طرفيها أدق (مدبب) من الآخر يجعلها سهلة الانزلاق من مستقرها، وكبيرة بدرجة مناسبة لتوفر الغذاء

---

(١) التوالد العذري: تطور البويضة غير المخصبة إلى كائن كامل، دون الحاجة إلى الذكر، ويلاحظ في بعض الحشرات والزهور.

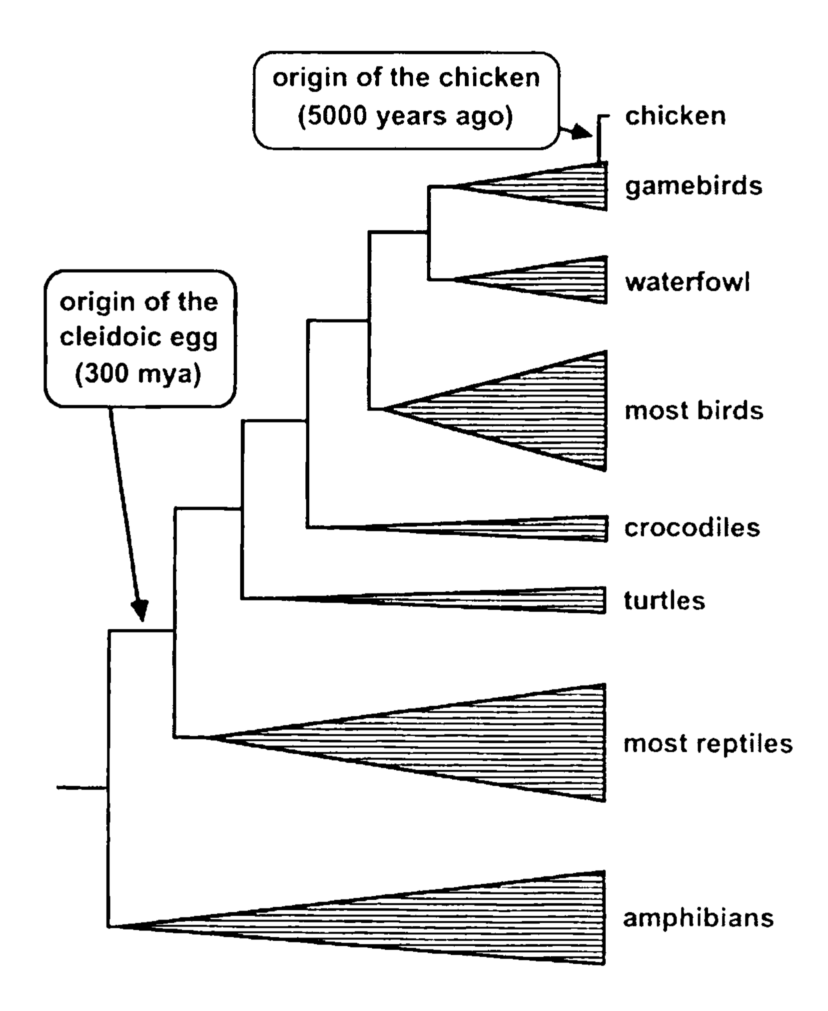
اللازم للجنين، ولكنها صغيرة بما يكفي لمرورها من مهبل الدجاجة، ومغطاة بقشرة متكلسة واقية تمكنها من تحمل ثقل الحاضن، وهشة في الوقت نفسه لتسمح للفرخ الصغير (الكتكوت) بنقرها وتحرير نفسه منها، ويوجد داخل قشرة البيضة الصلبة كل الأدوات البيولوجية اللازمة لدعم الجنين النامي وتغذيته، ويتضمن ذلك المح (الصفار) الغني الذي يوفر مهدًا واقيًا للفرخ الصغير ويمده بالغذاء، وطبقة ماصة للصدمات من الزلال، الذي يمد الجنين أيضًا بالماء، وكيس سقائي (هوائي) **Allantoic sac** يساعد الجنين على التنفس، كما أنه يعمل كوعاء معقم للتخزين الآمن لمخلفات الجنين النيتروجينية السامة، كذلك يحتوي على عدة أغشية متخصصة تحيط بكل ما سبق وتفصل بينها، وباختصار، من الصعب تخيل أداة تطورية مساعدة، خارج الجسم، مثل حضانة البيضة المتكاملة.



الدجاج والبيض

وتبدأ نشأة البيضة في أعماق الدجاجة (أو- بطريقة بديلة- تبدأ نشأة الدجاجة من أعماق البيضة)، ودعونا نبدأ بالدجاجة. ويوجد المبيض في الطرف العلوي من القناة التناسلية (لدى معظم الطيور قناة واحدة على الجانب الأيسر)، وهو مليء بالبويضات (خلايا البيض غير الملقحة) في مختلف مراحل النضج، ومع نضوج كل بويضة في بصيلاتها المبيضة **Ovarian follicle** تتضخم كثيرا في الحجم وتكتسب كمية من المح حولها؛ وفي أثناء موسم التناسل، وفي دورة تبويضية شبه يومية، تفرز إحدى البويضات الناضجة في الجزء العلوي من قناة المبيض، المعروف باسم "القمع" **Infundibulum**؛ حيث يمكن أن يحدث التلقيح، إن كانت الدجاجة قد تزاوجت حديثا. ثم تبدأ البيضة الملقحة (الجنين من هنا فصاعدا؛ إذ تبدأ الخلية في الانقسام والتكاثر)، مع المح في الهبوط في القناة. وتقابل، أول ما تقابل، منطقة معروفة بماجنوم **Magnum**: حيث تبقى لمدة حوالي ساعة، يجري فيها وضع الزلال حولها، ثم يتجه الجنين إلى منطقة البرزخ **Isthmus** ويبقى هناك لمدة ساعة أو ساعتين: حيث تضاف مختلف الأغشية. ثم يغلف الجنين وما يتبعه من بنيات، بقشرة من كربونات الكالسيوم في الجزء الثالث من قناة المبيض، المعروف باسم الرحم، ويستغرق الأمر كله حوالي ٢٠ ساعة، وفي النهاية، تدفع الدجاجة بالبيضة المألوفة إلى الخارج.

ومن منظور مفردات التكاثر، فإن البيض هو وسيلة الدجاج لإنتاج دجاج أكثر (أو ربما يكون الدجاج وسيلة للبيض لإنتاج بيض أكثر) إذا أيهما جاء أولا؟ ولا توجد إجابة عن هذا السؤال من منظور النمو الفردي؛ لأن كلا من البيض والدجاج، مجرد مراحل متبادلة لدورة الحياة المستمرة للدجاج، أما من مفهوم التصنيف التطوري فإن الإجابة واضحة ولا لبس فيها: جاء البيض قبل الدجاج بزمن طويل (شكل ٤-١).



شكل ٤ـ ١

تصنيف تطوري لممثلي الفقاريات، ويبين الأصول التطورية التقريبية للـدجاج وللبيض المغلق.

ويعد الدجاج المستأنس Gallus domesticus، نسلاً حديثًا لطيـــر الغابـــات الأحمر Red Junglefowl (Gallus gallus) من جنوب شرق أسيا، وقـــد جـــرى تدجين الدجاج منذ حوالي ٥٠٠٠ سنة، ربما في الهند. كما أنه من المعروف وجود الدجاج في الصين منذ ١٥٠٠ سنة قبل الميلاد، وفي اليونان منذ ٧٠٠ ســـنة ق.م. ولا يعدو الدجاج وطيور الغابات الحمراء كونهما سوى اثنين من بين أكثـــر مـــن ٢٠٠ نوع من الطيور التي جرت العادة على اصـــطيادها كنـــوع مـــن الرياضـــة والتـــسلية Gamebirds، وتقـــع تـــصنيفيًّا فـــي رتبـــة جـــاليفورم (الـــدجاجيات) Galliformes، التي تضم أيضا الديكة الرومية، والحجـــل Partridges، والتـــدرج (الدجاج المزركش) Pheasants، والفرانكولينـــات Francolins، ودجـــاج غينيـــا المزركش Guineafowl، والـــ"جروز" Grouse، والسماني Quail؛ واستنادًا إلـــى الدلائل الجينية الجزيئية، فإن أقرب الأقارب المعاصرين لجاليفورمس هي طيـــور الماء Waterfowl (Anseriformes) وتضم حوالي ١٦٠ نوعًا، وقد انقسمت حزمة الـــGalliform-anseriform عن خطوط التطور الأكثر رسوخًا، التـــي أدت إلـــى أكثر من ٢٠ رتبة (وحوالي ١٠,٠٠٠ نوع) من الطيور.

ومن خصائص بيض الدجاج أنه مغلق بإحكام Cleidoic. وهناك حيوانـــات أخرى لها بيض مغلق مثل الزواحف: التماسيح والأليجاتور (التماسيح الأمريكيـــة- قاطور، وهما ألصق الأقارب الأحياء للطيـــور)، والـــسلاحف، ومعظـــم الثعـــابين والسحالي (على الرغم من أن حوالي ٢٠٪ من هذه الأنواع تلد بعد فقس البيض في جسدها)، وكذا معظم الزواحف المنقرضة، بما في ذلك ســـلف الطيـــور المـــشابه للديناصور الصغير، الذي عاش منذ أكثر من ١٥٠ مليون سنة. ومـــن المنظـــور التصنيفي فما الطيور إلا زواحف مجنحة، وهي مجموعة تحتية لحزمة قديمة جدًّا من الزواحف، وتعد البيضة المغلقة التي تطورت في الزواحف البدائية منـــذ أكثـــر من ٣٠٠ مليون سنة، ابتكارًا محوريًّا (مفتاحيًّا)، مكّن الحيوانـــات الفقاريـــة مـــن

استعمار الأرض. وفي المقابل تضع معظم الأسماك والبرمائيات (بما فيها ما كان في خط التطور الذي أدى إلى أول الزواحف)، بيضا بلا قشرة، وغالبا جيلاتيني التكوين. ويعتمد تماما لحياته ونجاح نموه على بيئة مائية محيطة، وبناء على ذلك فعندما تحررت الزواحف القديمة، وذريتها من الطيور، إلى الأبد من الاحتياج إلى وضع البيض في الماء، فازت بحريات جديدة، مكنتها من المزيد من المغامرة الشاردة، واستعمارها للمجالات البرية والجوية.

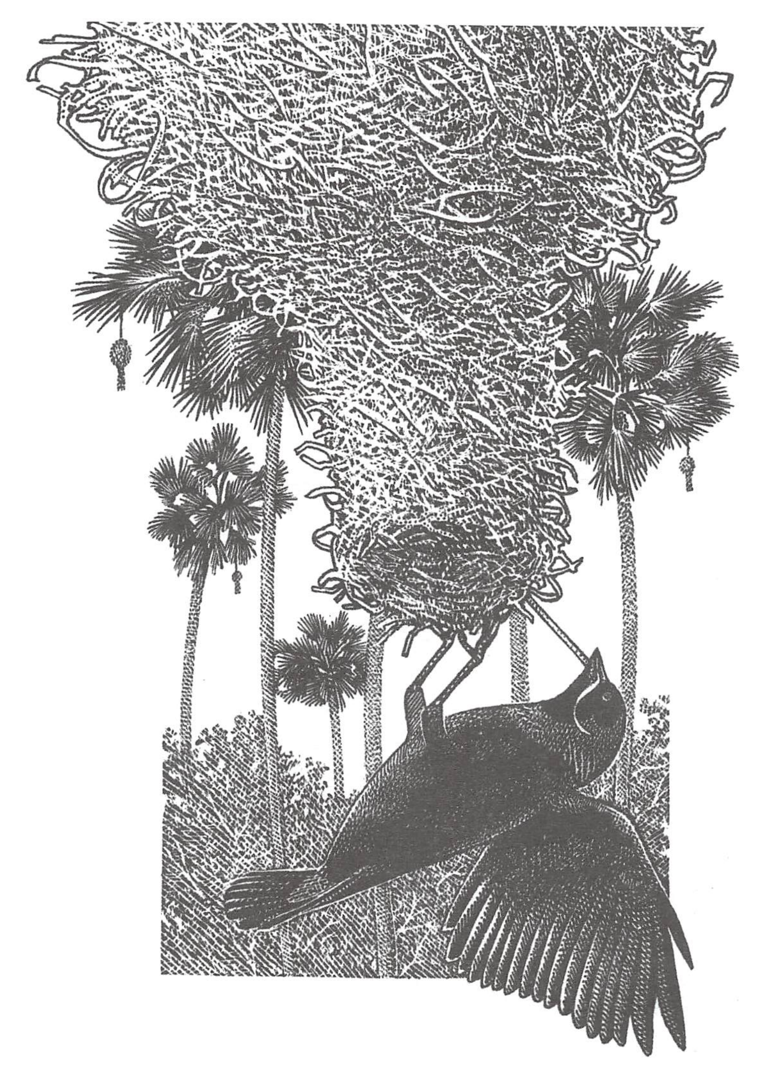
إذا، هناك إجابة تصنيفية واضحة عن السؤال التقليدي؛ فقد جاءت البيضة (المغلقة) قبل الدجاجة بزمن بعيد، يقدر بحوالي ٣٠٠ مليون سنة.

عش الطيور

تنتقل البيضة بعد خروجها من الأم إلى مقرها التالي العش؛ حيث يستكمل نمو الجنين، والفرخ الصغير من بعده، وللأعشاش في مجملها تنوع واسع في بنيتها الهندسية، وهي تتفاوت من مجرد حفرة بسيطة ينشئها الطائر في الرمال أو الحصى؛ مثلما تفعل مختلف طيور الزقزاق **Plovers** والطيور الساحلية الأخرى، إلى سلال معقدة بندولية الشكل؛ مثل التي تصنعها الطيور الصفارية **Orioles** والعصافير الناسجة **Weaver finches**.

ولعل جائزة أفضل التصميمات تخص النساجين الأفارقة مثل طائر **Red-vented Malimbe (Malimbus scutatus)**. وهو طائر حرفي ماهر، ولعشه ردهة أنبوبية (انظر الشكل)، وتبني كثير من الطيور أعشاشها في تجويفات تحفرها بنفسها أو تحتلها، مثل تجويفات الأشجار (مثل التي يستخدمها نقار الخشب **Woodpeckers** والببغاوات **Parrots**)، أو جحور في الأرض (مثل التي يستخدمها القرلي **Kingfishers**، وطيور النوء والأويك الليلية **Nocturnal Petrels and Auklets**؛

بالإضافة إلى غيرهم). أما طائر الغطاس **Grebes** فيبنى عشه عادة على مجموعة طافية من النباتات، كما أن بعض طيور التلال الأسترالية **Moundbuilders** تبنى تلالاً صغيرة من المواد النباتية المتحللة والرمال.



طائر Red-vented Malimbe مع العش

وتبنى طيور أخرى أعشاشها على هيئة الفنجان مستخدمة بعض المواد، مثل العصي الصغيرة، أو الحشائش، أو أوراق الشجر، أو الطين، أو الطحالب، أو شبكات العناكب، وحتى لعابهم الذاتي (الذي يجف) مثل طيور Swiftlet (Collocalia fuciphaga) التي تبني أعشاشا قابلة للأكل، وتقدر هذه الأعشاش بدرجة فائقة في جنوب شرق أسيا بصفتها مكونا أساسيا في حساء عش الطيور Birds-nest soup.

وعلى الرغم من بناء الأعشاش من المواد الطبيعية المتوفرة في بيئة الطائر، فإن تصميمها وطريقة بنائها يعكسان سلوكا غريزيًا في الحيوانات ذاتها؛ بناءً على ذلك يمكن النظر إلى الأعشاش بصفتها أنماطا تصنيفية خارجية، خاضعة للتغييرات التطورية؛ مثلها في ذلك مثل أجزاء الجسم الداخلية، وقد نالت بذلك اهتمامًا علميًا كبيرا؛ من أجل الكشف عن التأريخات التطورية لمختلف أنماط بنيات الأعشاش.

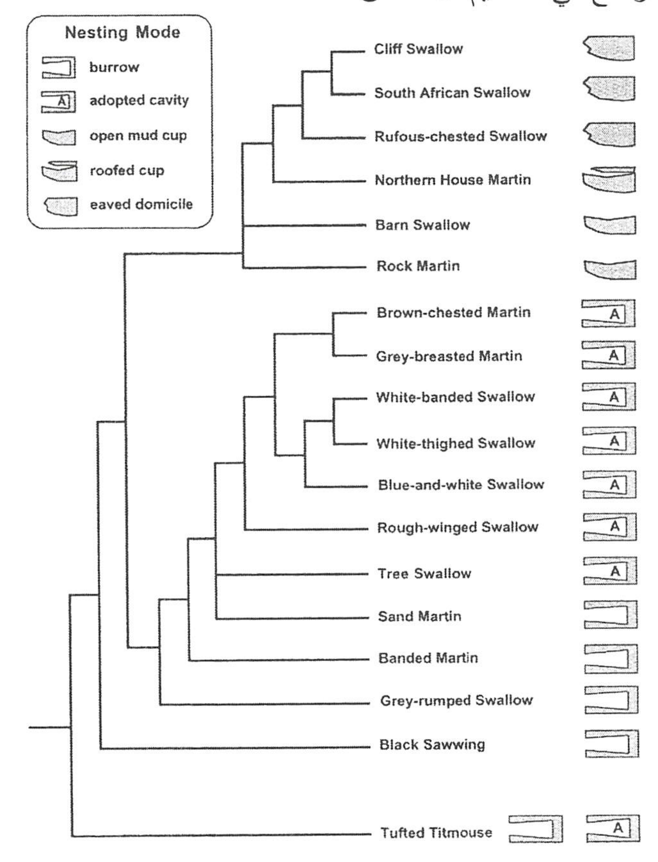
وقد تمثل أحد التصنيفات المقترحة فيما إذا كان تصميم العش "آمنًا"، أم "مفتوحا"، وتضم الأعشاش الآمنة الجحور، والتجاويف، أو أي حيز له قبة حامية، كما تضم أيضا الأعشاش الواقعة في أماكن آمنة؛ مثل الجزر الخالية من المفترسين، أو المنحدرات الصخرية (الأجراف) التي يصعب الوصول إليها، أو في مستعمرات كثيفة حيث يتمكن الكبار من المراقبة الدائمة، وفي المقابل فإن التصميمات المفتوحة تشمل الأعشاش فنجانية الشكل في أماكن غير كثيفة العدد (من نوع الطير ذاته)، والأعشاش الأرضية، والأماكن الأخرى التي يسهل الوصول إليها، مما يفترض أنها تحمل مخاطر عالية للتعرض للافتراس، وقد قام أوينز وبينيت Owens and Bennett ١٩٩٥ برسم توزيع تصنيفي للأعشاش الآمنة في مقابل الأعشاش المفتوحة على خارطة تصنيف جزيئي لأكثر من ٥٠ خطًا تناسليًا رئيسيًا للطيور، تراوحت بين طيور السماني والبط إلى الطيور المغردة Warblers والعصافير Sparrows، وقد استنتجا حدوث تحول مستقل بين الأعشاش الآمنة والمفتوحة، عدة مرات عبر مسيرة تطور الطيور، ويبدو أن هذه

التنقلات بين أنماط التعشيش حدثت في كلا الاتجاهين: أي من الأعشاش المفتوحة إلى المغلقة والعكس.

ثم فحص الباحثان عددًا كبيرًا من مؤشرات تأريخات الحياة (مثل مدة الحضانة، وسن بدء التناسل، وطول فترة العمر) في محاولة لاستكشاف احتمال وجود ارتباطات مع مختلف توجهات تغيير تصميم الأعشاش، ووجدا علاقة قوية بشكل خاص بين تطور الأعشاش الآمنة وبين الانتقالات التطورية نحو معدل منخفض للوفاة قبل القدرة على الطيران، وعلى سبيل المثال تأكد أن طول عمر كل من البيضة والحياة داخل العش، أعلى بشكل ملحوظ في خطوط الطيور التي تتميز بناء أعشاشها في الجحور أو في مستعمرات، وقد جرى تفسير هذه النتائج بدورها على أنها تتمشى مع النظرية السائدة بأن الأنواع ذات معدل الوفاة المرتفع في فترة ما قبل الحضانة تتعرض إلى انتقاء طبيعي قوي، وتتميز بصفات تأريخات حياة سريعة (مثل سرعة النمو وكثرة الإنجاب)، على حين تعزز الأنواع الأخرى، ذات معدلات وفاة أقل داخل العش، نجاحها الإنجابي من خلال تبني صفات الحياة البطيئة (مثل التزاوج المتأخر وقلة الإنجاب)، وبصفة عامة، يدل هذا البحث على أن التغييرات في أمان تصميم العش، بفضل تأثيره على توقيت الوفاة المرتبط بالعمر، تلعب دورًا مهمًا للغاية في كيفية تطوير الملامح الحياتية الخاصة في خطوط التناسل المختلفة، وذلك فيما يتعلق بأسلوب تقسيمهم لاستثماراتهم بين البقاء والتناسل.

وعلى الرغم من وضوح حدوث التحولات بين مختلف تصميمات الأعشاش عبر الزمن التطوري فيبدو أن معظم عائلات الطيور التصنيفية، محافظة إلى حد كبير فيما يتعلق بالأسلوب العام لبناء الأعشاش. وعلى سبيل المثال تبني كل الـ ٣٠ نوعًا من طيور ميميدي **Mimic thrush** (Mimidae) أعشاشًا فنجانية كبيرة، إلا أن هناك عددًا قليلاً من عائلات الطيور أبعد ما تكون عن كونها محافظة في بنائها للأعشاش، وتعد طيور السنونو **Swallows** (هيروندينيدي **Hirundinidae**) أحد الأمثلة الجيدة على ذلك، ويوجد في هذه العائلة التصنيفية

٨٠ نوعًا من مستخدمي الفجوات وحافري الجحور ومستخدمي الطـين فـي بنـاء الأعشاش، وتشمل الأنواع الأخيرة من يبنون عشًا طينيًا مفتوحًا، أو مغطى جزئيًا، أو ذا سقف كامل له حواف واقية، ولا توجد عائلة أخرى من الطيور المغردة تبدي هذا التنوع الواسع في تصميم الأعشاش.



شكل ٤ ـ ٢

توزيع التصنيف التطوري لأنماط تعشيش مختلفة لـ ١٧ نوعًا من طيور السنونو (هيروندينيدي)، بالإضافة إلى إحدى المجموعات الخارجية (وينكلر وشيلدون ١٩٩٣).

ومن أجل دراسة التاريخ التطوري للأنماط البديلة من الأعشاش، قام وينكلر وشيلدون Winkler and Sheldon ١٩٩٣ بتقدير التصنيف الجزيئي لـ١٧ نوعًا من طيور السنونو وأدمج فيها مختلف أنواع الأعشاش (شكل ٤-٢)، ودلت النتائج على ما يلي: في العادة، تشاركت الأنواع الواقعة في حزم واضحة التحديد في تصميمات متشابهة أو متطابقة لأعشاشها، ويحتمل أن العش السلفي لهذه الطيور كان من خلال حفر الأرض، وتطورت الحالة إلى استخدام الفجوات في إحدى الحزم العظمى (من المرجح نشوءها في غابات العالم الجديد)؛ كما نشأ أسلوب بناء الأعشاش الطينية في حزمة أخرى (من المرجح نشوءها في غابات السافانا الإفريقية). وقد أوضح تحليل الخواص التصنيفية للحزمة المستخدمة للطين أن الأعشاش الفنجانية المفتوحة ربما جاءت في البداية، ثم تقدمت تطوريًّا إلى الأعشاش المسقوفة، ومنها إلى مساكن ذات حواف في النهاية في بعض الأنواع اللاحقة، وقد أصبحت هذه الدراسة نموذجا كلاسيكيًّا عن كيفية تمكن الكائنات الحية - في بعض الأحيان- من قيادة "تطور" بنيات غير حية معقدة.

التخلص من البيض وترك الرعاية للآخرين (الحضانة الطفيلية)

من الطبيعي أن يكون البيض والأفراخ الصغيرة في أحد أعشاش الطيور، الذرية البيولوجية لآباء معتنين، ولكن الأمور ليست هكذا على الدوام؛ حيث يوجد إخوة غير أشقاء من آن إلى آخر، ويمكن أن يحدث ذلك كلما وضعت إحدى الأمهات بيضة أو أكثر في عش طير آخر في الخفاء، تاركة مهام الرعاية للآباء غير الشرعيين المخدوعين، وتعرف هذه الظاهرة بالـ"تخلص من البيض" Egg dumping أو بشكل رسمي أكثر "الحضانة الطفلية" Brood parasitism وتأتي كلمة "تطفل" من حقيقة أن واضعة البيض تستغل أو تستحل جهود رعاية الطيور الأخرى لتنشئة ذريتها الجينية، وكما يحدث في أي علاقة بين عائل وطفيل،

يستفيد الطرف المستغل (واضعة البيض في هذه الحالة) من ناحية اللياقة الوراثية، على حساب طرف آخر (الآباء القائمين بالرعاية).

ويلاحظ أن "الحضانة التطفلية" تحدث داخل الأنواع وبينها، وفيما يتعلق بالمستوى بيني (بين أنواع مختلفة)؛ فمن المعروف أن الظاهرة تحدث من آنٍ إلى آخر في طائر الغطاس "جريبيز Grebes" (Podicipediformes)، والطيور البرية التي كان النلس يخرجون لاصطيادها Gamebirds (Galliformes) والطيور المائية Waterfowl (Anseriformes)، والحمام، واليمام، ومختلف الطيور المغردة Passeriformes، ويبدو أنها تحدث بشكل خاص عندما تكثر أعداد المجموعة، أو عندما تقل الأماكن المناسبة للأعشاش، وفي قليل من الحالات القصوى وجد أن ١٠-٢٠٪ من الأعشاش المحلية، تحتوي على بيضة أو أكثر، جرى وضعها بواسطة إناث متطفلة على العش.

وعلى المستوى الداخلي (الضمني Interspecific، بين أنواع متشابهة) فيمكن أن تكون إما عملية اختيارية، وإما إلزامية؛ اعتمادًا على النوع، ويتضح أحد أمثلة الحضانة التطفلية الاختيارية الضمنية من طيور الوقواق ذات المنقار الأصفر Yellow-billed Cuckoos (Coccyzus americanus) والوقواق ذي المنقار الأسود من أمريكا الشمالية (C. erythrophthalmus)، التي كثيرًا ما تضع البيض في أعشاش البعض بعضها.

وأما التطفل الإلزامي (وهو ولا شك أكثر أشكال الحضانة التطفلية خداعًا)، فتجرى ممارسته بين أعضاء حوالي ست مجموعات محددة من الطيور التي تضم طير البقر Cowbirds من "العالم الجديد" (ضمن Icteridae)، والوقواق من "العالم القديم" (ضمن Cuculidae)، والبط ذا الرأس الأسود من أمريكا الجنوبية (Heteronetta atricapilla; Anatidae)، ومرشد العسل الأفريقي

(**Indicatoridae**)، والوايداه الأفريقي **African whydahs**، والطيور نيلية اللون **Indigo birds**، والطيور الغازلة الطفيلية **Parasitic weavers** (وكلها ضمن **Ploceidae**)، ولعل بعثرة توزيع الحضانة التطفلية الضمنية عبر شجرة تصنيف الطيور، إضافة إلى شبه التيقن من كونها حالة مستحدثة، يمثل دليلاً واضحًا على أنها ظاهرة متعددة الأصول، نشأت مستقلة عدة مرات في مختلف خطوط نسل الطيور، وقد كشفت تحليلات أكثر تعمقًا في التصنيف الجزيئي لبعض الأصناف المحددة أن الحضانة التطفلية الضمنية هي أيضًا متعددة السلف حتى داخل مجموعة الوقواق (أراجون وزملاؤه **Aragon et al.** ١٩٩٩)، مع احتمال رجوعها إلى سلف مشترك داخل حزمة الطيور نيلية اللون والوايداه (سورنسون وزملاؤه **Sorenson et al.** ٢٠٠٣).

وليس من الصعب تخيل المسارات التطورية المعقولة التي أملت حدوث الحضانة التطفلية الضمنية، ويحتمل أن تبدأ الخطوة الأولى السهلة عندما تضع إحدى الإناث بيضة في عش قريب ذي تصميم مألوف (أي من النوع ذاته)، وبما أنها من النوع نفسه، فقد يفوت على العائل الجديد ملاحظة أن الفرخ الصغير في حقيقته ابنًا لأم أخرى وليس من نسلهم البيولوجي، فإذا فقست البيضة وأصبح الفرخ قادرًا على الطيران، تكون بذلك الفقسة الطفيلية قد كوفئت وراثيًا على تصرفها المشين، فإذا تساوت كل الظروف الأخرى فمن شأن أي جينات، يمكن أن تؤهل الفرد لعملية التخلص من البيض، أن يزيد احتمال تكرر الظاهرة في ظل الانتقاء الطبيعي، وأما الخطوة التطورية التالية، الممثلة في وقواقات أمريكا الشمالية، فيحتمل أن تشمل التخلص أحيانًا من البيض في أعشاش أنواع أخرى لصيقة النسب؛ حيث يرجح أن يتشابه البيض والفقس مع الذرية الطبيعية في الشكل والسلوك، ويفلت بذلك من اكتشاف الرعاة البالغين له، وتتمثل الخطوة التطورية الثالثة والأخيرة في تنقيح وإتقان سلوكيات الحضانة التطفلية الاختيارية، وتحولها إلى الصورة الكاملة للحضانة التطفلية الإلزامية الضمنية، وفي كل خطوة عبر تقدم

هذا المسار التطوري، تقع الفقسة الطفيلية حتماً تحت وطأة الانتقاء القوي: حتى تخدع أو تقنع أصحاب العش برعاية الأفراخ الناشئة، ولكن عبر كل هذه العملية التنقيحية ذاتها يظل أفراد النوع الراعي واقعين تحت تأثير الانتقاء القوي: لتجنب وقوعهم ضحايا لتطفل فقس آخر (بافتراض، وهو في الواقع شبه مؤكد، أن رعاية النشأ المتطفل تحول كثيراً من الموارد الغالية والوقت النفيس الذي يمكن توجيهه بطريقة أخرى لرعاية نسلهم البيولوجي).

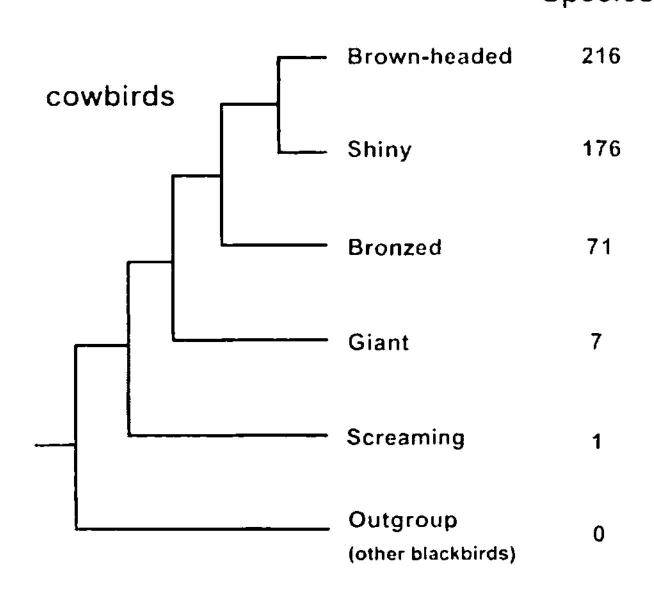
بناءً على ذلك، ومثلها مثل الطفيليات التقليدية (مثل القراد والدودة الشريطية) وعائليهم، يشتبك الفقس المتطفل مع الأنواع التي يتطفل عليها في معارك تطورية، بدو بعض التكتيكات السلوكية والمورفولوجية التي نشأت لدى نوع أو آخر من أصحاب تطفل الفقس الضمني مخادعة إلى درجة مدهشة: مثل السلوك المتسلل لإحدى الإناث المتخلصة من البيض في بحثها عن عش تتطفل عليه والات Cloaca القابل للامتداد، الذي يمكن للأنثى المتطفلة مده داخل أحد الأعشاش التي يصعب عليها الدخول إليه، السلوك النمطي الذي تنتهجه الأنثى المتطفلة. بإزالة بيضة من العش، أو أكلها حتى أثناء وضعها لبيضتها (كما لو كان سكان العش سيقومون بعد لبيض)، وأنماط ألوان البيض التي تشابه ألوان بيض العائل (حتى يقل احتمال رفض البيضة الغريبة من قبل الرعاة الجدد)، وأنماط ألوان الفم المفتوح، والسلوك المتوسل للأفراخ المتطفلة، بما يشابه مثيلها لدى أفراخ العائل: مما يؤدي إلى إطعامهم بواسطة العائل البالغ، والتصرفات القاسية التي تدفع فيها الأفراخ المتطفلة ببيضة العائل خارج العش، أو تقتل أفراخ العائل. ونداءات وسلوكيات مبالغ فيها من قبل الأفراخ المتطفلة وحتى الصغار القادرة على الطيران: طلباً للإطعام، وتتسم هذه التكتيات الطالبة للطعام بفاعلية بالغة (مع الوضع في الاعتبار مدى وضوح غريزة الإطعام)، ومن الشائع مثلاً مشاهدة طائر مغرد بالغ صغير الحجم. يدفع بالطعام في الفم المفتوح لفرخ أكبر منه حجماً عدة مرات من طيور الوقواق.

كذلك أدت ضغوط الانتقاء الناتجة عن الفقس المتطفل إلى مجموعة متنوعة من الإجراءات السلوكية لدى العائلين، وتشمل هذه السلوكيات، في نوع أو أكثر من العائلين، حراسة العش والتجمهر حوله، مما يحبط محاولات الإناث الغريبة، لإلقاء بيضها هناك، أو رفض إطعام الفقس والأفراخ الطفيلية، أو هجر العش عند اكتشاف بيض أو أفراخ طفيلية فيه، أو إعادة بنائه (مما يمثل ضغوطا انتقائية على تقليد البيض أو الفقس)، وفي واحد من أكثر أمثلة أنماط إعادة بناء الأعشاش إثارة تقوم بعض الطيور المغردة، لدى اكتشافها وجود بيض غريب، ببناء سقف محكم على عشها الحالي، قبل وضع مجموعة جديدة من البيض في عش أنيق جديد في الطابق العلوي، وهناك بعض التقارير عن تكرار هذا النمط من إعادة بناء العش عدة مرات، من قبل زوج من الآباء المغتاظين، ويبني العش الجديد في كل مرة كرد فعل على اكتشاف بيضة طفيلية.

ومن الصعب في أي صراع مصاحب للتطور بين أطراف ذات مصالح متضاربة التنبؤ بنتائجه في أي لحظة معينة عبر التاريخ التطوري، وتبدو التفاعلات بين أحد الأنواع المتطفلة وبين عائلها أنها في حالة دائمة من تغيير التوازن الديناميكي الذي يعكس تأثيرات الضغوط الانتقائية المعاصرة، وكذا الخصائص الوراثية البارزة لكل من طرفي الصراع، وعلى الرغم من كل شيء فبإمكان الخلفيات التصنيفية المساعدة أحيانا في اختبار نظريات بديلة بشأن تطفل الحاضنات كما يتضح من دراسة طيور البقر التالية.

تستوطن طيور البقر الأمريكتين، ويبدي كثير من أنواعها تخصصات متباينة لتطفل الحاضنات، وفيما يتعلق بأعداد الأصناف التي يجري التطفل عليها، فإن طائر البقر ذا الرأس البني مولوثراس أتير **Molothrus ater** من أمريكا الشمالية، يتطفل على أكثر من ٢٠٠ نوع من الطيور البرية الصغيرة، وعلى الطرف الآخر من الطيف يوجد طائر البقر الصارخ **Screaming Cowbird** **(M. rufoaxillarus)** من الأرجنتين الذي يتطفل فقط على طائر البقر ذي الجناح

الكستنائي Bay-winged Cowbird (M. badius) (مع ملاحظة أن طائر البقر ذا الجناح الكستنائي ليس من الأنواع المتطفلة. وإن كان يربي صغاره في الأعشاش المهجورة للأنواع الأخرى)؛ وفيما يتعلق بعدد الأنواع التي تتطفل عليها فهناك ثلاثة أنواع أخرى من طيور البقر تقع بين طائر البقر ذي الرأس البني والصارخ: طائر البقر العملاق Giant Cowbird (Scaphidura oryzivora) ويستخدم سبعة أنواع من العائلين، وطائر البقر البرونزي Bronzed Cowbird (M. aeneus) ويستخدم حوالي سبعين، وأما طائر البقر اللامع Shiny Cowbird (M. bonariensis) فيتطفل على أكثر من ١٧٠ نوعا.



شكل ٤ ـ ٣

تصنيف جزيئي للحضانة الطفيلية لأنواع طيور البقر. ومبين أيضا أعداد الأنواع العائلة (لانيون ١٩٩٢).

ولعدد أنواع العائل أهمية خاصة للسبب التالي؛ ففي ظل منظور إحدى النظريات التطورية فإن التخصص في تحديد العائل هي الحالة السلفية؛ ذلك لأنه من المنطقي أن ينشأ تطفل الحضنة الضمني أولاً، عندما يبدأ أحد الأنواع في وضع بيضة في العش الخاص بأحد الأصناف قريبة النسب. فإذا كان الأمر كذلك فإن تعميم العائل يصبح حالة مستحدثة؛ بمعنى أنه سلوك أكثر تحررًا ينشأ لاحقًا مع توسيع المتطفل لنطاقه وقدراته فيما يتعلق بالتطفل الحضني.

وعلى أية حال فتبدو النظرية المعاكسة تمامًا منطقية هي الأخرى، بأن تعميم العائل، كانت هي الحالة الأولية. إذا كان التخصص في تحديد عائل معين يحتاج إلى وقت طويل من الزمن التطوري حتى تصقل معالمه الجينية، وقد قام لانيون **Lanyon** ١٩٩٢ باختبار هاتين النظريتين البديلتين، وذلك بعمل شجرة تصنيفية لدنا المايتوكوندريا لعدد كبير من أنواع طائر البقر المتطفل حضنيًا، ثم سجل عليها أعداد العائلين، وقد استنتج ما يلي (شكل ٤-٣): يرجح أن يكون التطفل الحضني أحادي السلف في طيور البقر. وعلى الأرجح أن يكون التخصص في تحديد العائل في هذه الحزمة هو حالة السلف الأولية، ومنها نشأ التعميم في وقت لاحق في بعض أنواع طيور البقر المتطفلة حضنيًا.

وضع البيض وحمل الفقس الحي

تضع معظم الزواحف، بما في ذلك السلاحف والتمساحيات **Crocodilians**، بيضا كاملاً **Cleidoic** (مغلقًا أو داخل قشرة) في البيئة. (انظر أعلاه: الدجاجة أم البيضة؟)، ويُقال إنهم جميعًا بيّاضون (يضعون بيضا يفقس خارج الجسم)، وعلى أية حال فهناك حوالي ٢٠٪ من أنواع الزواحف (وخاصة مختلف الثعابين والسحالي من رتبة سكواماتا **Squamata**) يلدون صغارًا أحياء؛ أي إنهم ولود

viviparous، وفي الواقع يفقس البيض داخل الجسد بدلا من خارجه، ومن ثم تظل الأم حاملة الأجنة وترعاها (بدرجات متفاوتة، اعتمادًا إلى النوع) حتى يحين موعد ولادة الأحياء.

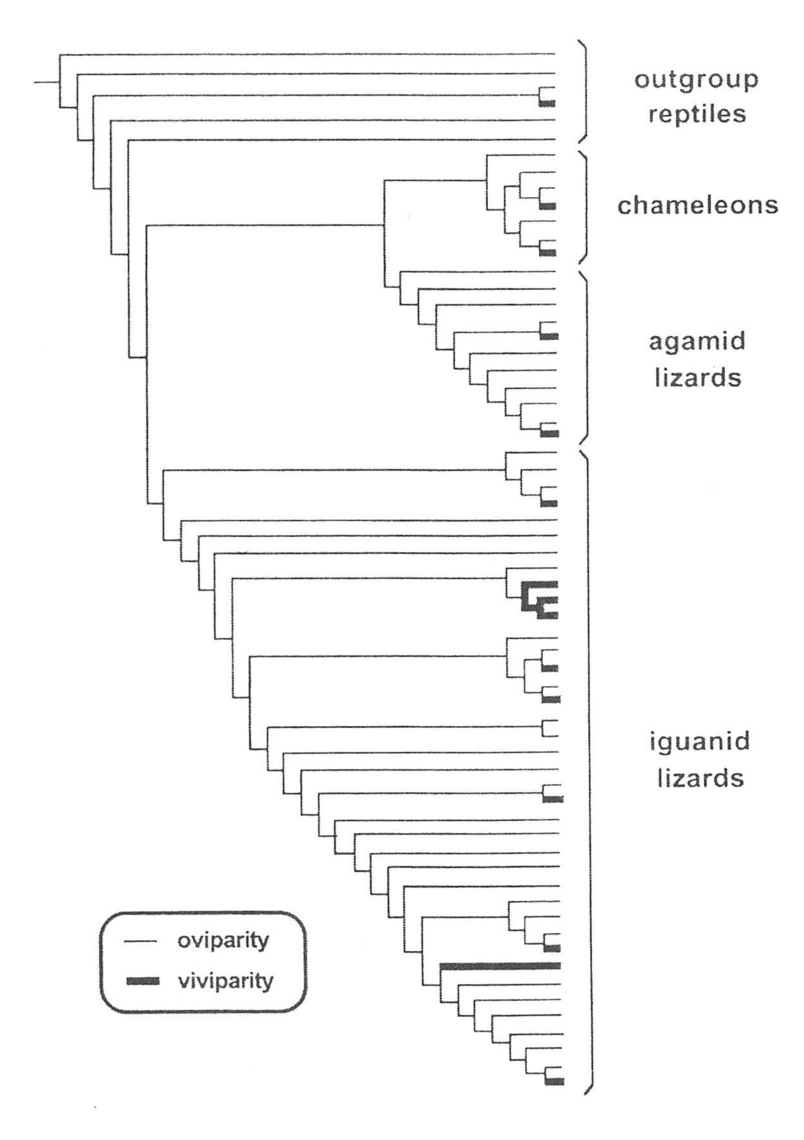
وكثيرًا ما جرى تأكيد، فيما نشر من أبحاث علمية سابقة (من دون توثيق علمي واضح)، أن "ولادة الأحياء"[1] **Viviparity** (التكاثر عن طريق ولادة الأحياء) يمكن أن تتطور بسهولة في الزواحف من التوالد بالبيض **Oviparity** (التكاثر عن طريق وضع البيض)، ولكن العكس ليس صحيحا، كما أشار الانطباع العام، بأن الإنتاج المنقح لقشرة البيضة، والتكوينات المرتبطة بها، يتطلبان مسارات أيضية (عملية التمثيل الغذائي) خاصة، ونظمًا معينة للأجهزة التناسلية الأنثوية، والتي لن يكون من السهل استعادتها إذا فقدت خلال العملية التطورية؛ ومع ذلك فيبدو أن تطور "ولادة الأحياء" ينطوي أيضا على اكتساب تأقلمات معقدة، وعلى سبيل المثال: لتنفس الجنين وتغذيته داخل جسد الأنثى، وأيضا من أجل تحمل الأمهات للخلايا والأنسجة الغريبة. ولعملية الولادة نفسها؛ علاوة على ذلك، ومما لا شك فيه، أن لكل من "ولادة الأحياء" والتكاثر بوضع البيض مزايا وعيوبًا، اعتمادًا على الظروف الإيكولوجية؛ لذلك لا يبدو أن أيًا من طرق التوالد هذه متفوق على الآخر بشكل عام، ويمكن توقع أن يدفع الانتقاء الطبيعي بمختلف الأنواع، في اتجاهات مختلفة، فيما يتعلق بوضع البيض، أو "ولادة الأحياء".

وهكذا بدأ علماء البيولوجيا التطورية على أساس نظري: التشكيك في الافتراض بأن "ولادة الأحياء" في مختلف خطوط نسل الزواحف حالة مستحدثة من جميع الوجوه، وأن التوالد بوضع البيض حالة سلفية بالضرورة.

---

(١) سيجري استخدام مصطلح "ولادة الأحياء" فيما يلي للتعبير عن كلمة Viviparity التي تعني هنا: التكاثر عن طريق ولادة الأحياء بعد فقس البيض داخل جسد الأم. [المترجم]

ومن الواضح إمكان حل هذه المسالة تجريبيًا فقط، وهي مهمة تتناسب بشكل مثالي مع تحليلات تصنيف الخواص، وفي الواقع، ونظرا لوجود أكثـــر مـــن ٥٠ مجموعة من الزواحف المختلفة تضم بعض الأنواع- على الأقل- المعتمدة علـــى "ولادة الأحياء"، فيمكن القول: إن الطبيعة أجرت عديدًا من التجارب المستقلة التـــي يمكن لعلماء التصنيف الجيني دراستها، وذلك باستخدام أسلوب تصنيف الخـــواص، وتحديد اتجاهات التطور الانتقالي بين "ولادة الأحياء" والتوالد بوضع البيض، وقـــد أجرى لي وشاين ١٩٩٨ Lee and Shine دراسة رائدة، عن طريق رسم خريطـــة توزيع "ولادة الأحياء"، والتوالد بوضع البيض ومطابقتها على رسم يوضح علاقات التفرع Cladogram مستخلص من تحليلات مـــشتركة للبيانـــات المورفولوجيـــة والجزيئية لهذه الأنواع ويوضح (الشكل ٤-٤)، مجموعة فرعية (تشمل أكثر مـــن ٦٠ نوعا) ممثلة لهذا التصنيف، ويتضح منه أن "ولادة الأحياء" تطورت أكثر مـــن عشر مرات. بشكل مستقل عن التوالد بوضع البيض، كما وجدا أن عددًا قليلاً جـــدًا - إن وجد أي منها- من التحولات التطورية الناجحة حدث في الاتجاه المعـــاكس، كما تأيد هذا النمط بصفة عامة فـــي إطـــار التـــصنيف العـــام الأوســـع مجـــالاً، والذي كشف عن أكثر من ٣٠ تبدلاً تطوريًا محتملاً، من التوالد بوضع البيض إلى "ولادة الأحياء" في ثلاث مجموعات رئيسية من الثعابين والسحالي، ولكن أقل مـــن خمسة تغيرات فقط من "ولادة الأحياء" إلى التوالد بوضع البـــيض (وجميـــع هـــذه التغيرات كانت ضعيفة من الناحية الإحصائية، ومن ثم هي غامضة بعض الشيء، (وفقا لمعايير الحسابات مختزلة الاحتمالات **Parsimony criteria**)، وعلى الـــرغم من احتمال تطور الزواحف المتوالدة بوضع البيض من زواحف تتكاثر بـــ"ولادة الأحياء" في مناسبات نادرة فإن الانتقال في الاتجاه المعاكس كان الأكثر شـــيوعًا، وبعبارة أخرى: يبدو أن اكتساب خاصية "ولادة الأحياء" في الثعابين والسحالي كان أسهل في الاكتساب، كما كان من الصعب فقدها.



شكل ٤ ـ ٤

شجرة تصنيف تطوري للخواص لأكثر من ٦٠ نوعًا ممثلاً من السحالي وزواحف أخرى، تبين أصولاً تطورية متعددة من "ولادة الأحياء" (لي وشاين، ١٩٩٨).

ومن المثير للاهتمام إجراء تحليلات تصنيف خواص مماثلة على الأسماك صفيحيات الخياشيم **Elasmobranch fishes** (أسماك القرش والشفنين **Sharks and Rays**) والديدان الحلقية (المجزأة) **Polychaete worms**، وقد تعرف دولفي ورينولدز ١٩٩٧ **Dulvy and Reynolds** في دراستهما عن الأسماك على عشرة أصول للتوالد بـ"ولادة الأحياء" من سلف كان يتكاثر بوضع البيض، ولكنّ أصليْن فقط أو ثلاثة لاحتمال التوالد بالبيض من سلف كان يتكاثر بـ"ولادة الأحياء"، وفي المقابل تبين من دراسة روز وفيتزهيو **Rouse and Fitzhugh** ١٩٩٤ للديدان المجزأة، أن التكاثر عن طريق وضع البيض (في هذه الحالة يتم التبويض؛ أي الإفراج عن البيض في المياه المفتوحة) نشأ على ما يبدو من تطور لـ"ولادة الأحياء" (مع حضانة الإناث لليرقات) ست مرات، على حين تم توثيق انتقال تطوري واحد فقط في الاتجاه المعاكس.

وتوجد عدة أنواع من الثعابين والسحالي، متعددة الأنماط التكاثرية، بوضع البيض وحمل الأحياء؛ مما يعني أن بعض المجموعات المنحدرة مباشرة من هذه الأنواع تتبنى أحد الأساليب الإنجابية، على حين تتبنى بعض الفروع الأخرى الأسلوب الآخر، وقد خضع أحد هذه الأنواع **Lacerta vivipara**، "في أثناء تحوله من التوالد بالبيض إلى "ولادة الأحياء"، إلى دراسة مستفيضة لتصنيف الخواص.

وقد أجرى سيرجيت-جروبا وزملاؤه **Surget-Groba et al.** ٢٠٠١ دراسة دقيقة عن الأنساب الجينية لدنا المايتوكوندريا **mtDNA** لعدة مجموعات من المتكاثرين بالبيض والمتكاثرين بولادة الأحياء، من عدة مناطق في أوروبا، وقد استنتجوا حدوث تحول تطوري واحد بين أنماط التوالد (ربما وقع في الجزء الشرقي من نطاق هذه الأنواع)، وأن اتجاه التغيير كان من التوالد بوضع البيض إلى "ولادة الأحياء"، وتتمشى هذه النتائج مع الاتجاهات المذكورة أعلاه، كما أنها تشير أيضًا إلى إمكانية حدوث مثل هذه التحولات التطورية الملاحظة بسرعة كبيرة (في غضون العمر الجيولوجي لهذه الأنواع).

تشير إعادة هيكلة التصنيف الجغرافي **phyloheografic** التي قام بها سيرجيت- جروبا وزملاؤه ٢٠٠١، إلى أن الظروف المناخية الباردة خلال العصور الجليدية قد تكون دعمت الظهور التطوري لولادة الأحياء للأمهات، وربما في خطوط نسل زواحف أخرى كذلك؛ وفقًا لفرضية تأثير المناخ البارد فإن وضع البيض مباشرة في البيئة (والنسل الناتج) يجعله عرضة للخطر، خاصة في أوقات التدهور المناخي؛ حيث قد تكون ضغوط الانتقاء قوية بدرجة غير عادية، وبالنسبة إلى إبقاء البيض المخصب داخل جسم الأمهات الكبرى اللواتي يمكن أن تسعى بنشاط لإيجاد أماكن معيشية محدودة مناسبة، حتى يحين موعد ولادة الذرية المنتظرة وسيان كانت هذه العوامل الإيكولوجية، أو عوامل غيرها، قد وفرت زخمًا انتقائيًّا لتطور الولادة في الثعابين والسحالي، فإن تحاليل تصنيف الخواص، تشير إلى أنه متى ما تم اكتساب نمط حياة "ولادة الأحياء" فمن الصعب للغاية التخلي عنه.

مشيمات الأسماك

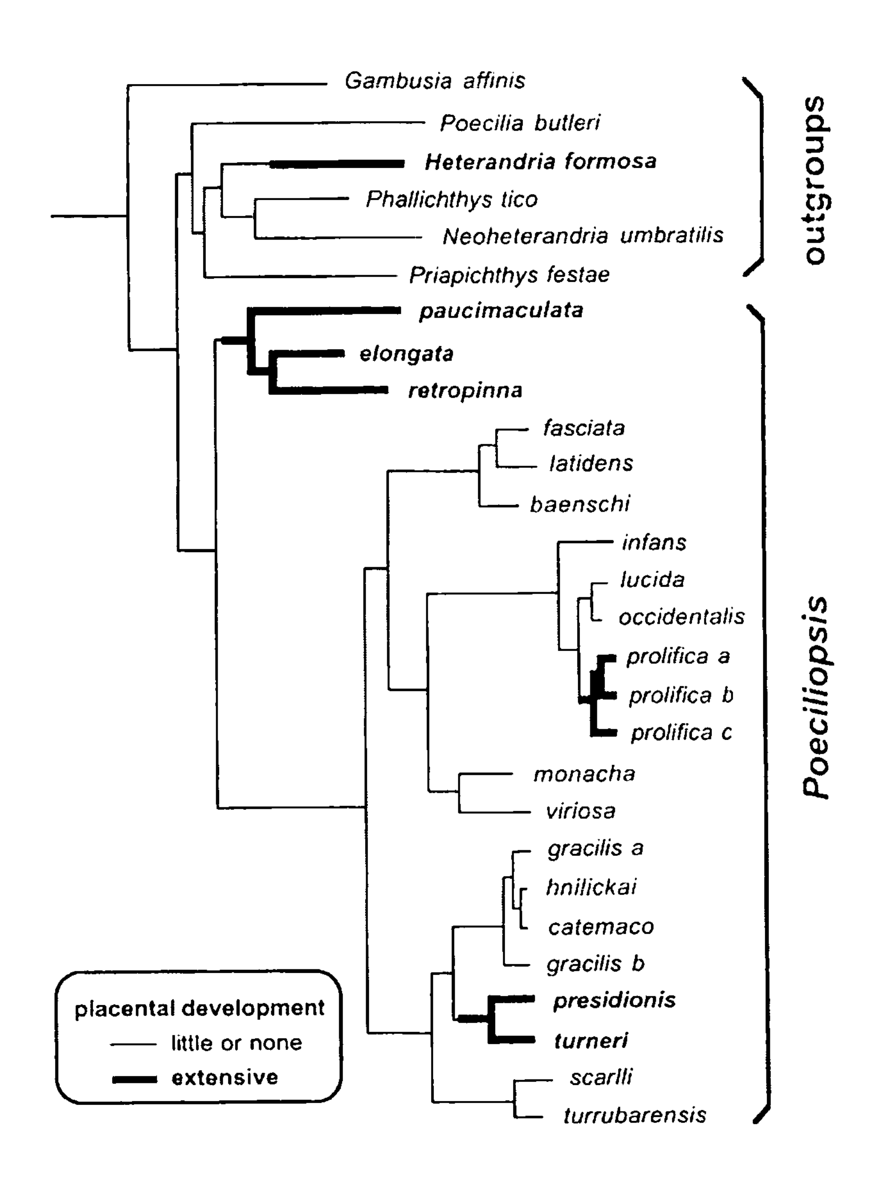
تبيض الأنثى البالغة المؤهلة مئات أو آلافًا من البيض في معظم أنواع الأسماك في البيئة المائية؛ حيث يتم الإخصاب من قبل الحيوانات المنوية التي ينشرها الذكور، ومع ذلك ففي بعض الأنواع القليلة يبقى البيض داخل أجساد الإناث، وتتلقى البويضات الحيوانات المنوية خلال التزاوج (يملك الذكور بصفة تقليدية زعنفة شرجية معدلة "جونوبوديوم **Gonopodium**" لتكوين أنبوب **Intromittent organ** يعد بمثابة جهاز تناسلي ذكري). وتحمل الأجنة النامية بها داخليًا لعدة أسابيع، ثم تلد الصغار الأحياء بعد ذلك، وعلى سبيل المثال فإن الـ ١٣٠ نوعا من عائلة أسماك **Poeciliidae** تمارس هذا النحو من الحمل.

وفي الواقع فإن عملية الحمل كلها في بعض هذه الأسماك تماثل إلى حد كبير ما يحدث في إناث الثدييات، ويتطلب تطور عملية الحمل الداخلي (من وضع البيض) في أي مجموعة من الفقاريات إزالة عدة عوائق بيولوجية رئيسية، وبصفة عامة يجب على الإنـــاث الرضـــوخ لبعض الالتزامـــات الإضافيـــة من وقت وجهد، التي يقتضيها الحمل، ويستوجب هذا عادة التغلب على أنواع جديدة من التحديات؛ مثل تثبيط التفاعلات المناعية السلبية بين الأم والأجنة، والتخلص من النفايات الجنينية، وإمداد الأجنة بالمواد المغذية السليمة وغازات التنفس، وتصعب دراسة المراحل الوسيطة في تطور الحمل بشكل مباشر في الثدييات المشيمية؛ وذلك لأن الظاهرة نشأت على ما يبدو منذ أكثر من ١٠٠ مليون سنة، وهي الآن ظاهرة محسنة إلى حد بعيد في جميع الأنواع الموجودة، وعلى أية حال فتختلف أنواع الأسماك الولودة الحديثة من الـــ**Poeciliid** في مدى تطور التفاصيل الدقيقة المتعلقة بالحمل؛ مما يجعل هذه الأنواع أكثر ملاءمة لدراسة كيفية تطور الحمل الداخلي وعدد مرات حدوثه.

ولأسماك البيوسيليوبسيس **Poeciliopsis** أهمية خاصة، ويوجد ضـــمن هـــذا الجنس من الأسماك الولودة، أنواع تتراوح بين "التغذيـــة بـــالمح (صـــفار البـــيض)" **Lecithotrophic or yolk-feeding** (في الإناث التي تحتفظ بالبيض داخليًا ولا توفر مزيدا من الغذاء لنمو الأجنـــة)، وبـــين "تغذيـــة الأم" **Matrotrophic or mother-feeding** (تقدم الأمهات الغذاء للأجنة بدرجة تتراوح بين متوســـطة إلـــى عاليـــة)، ويلاحظ أن حجم الوليد عند الولادة في الأنواع الأولى أقل كثيرا من حجـــم البيـــضة عند الإخصاب؛ وذلك بسبب الطاقة المستهلكة في التمثيـــل الغـــذائي لنمـــو الجنـــين، بينما في الأنواع الثانية (تغذية الأم)، فإن وزن الوليـــد عنـــد الـــولادة يـــساوي وزن البويضة المخصبة أو يزيد؛ مما يعني أن الأم قد وفرت المواد الغذائية اللازمة لنمـــو

الجنين، وفي بعض الحالات يساوي حجم الجنين عند الـولادة ١٠٠ ضـعف حجـم البيضة عند الإخصاب، وعلاوة على ذلك ترتبط مستويات إمداد الأمهات في أنـواع (تغذية الأم) بمدى نماء أنسجة الأم والجنين، وتطورها لتكوين الأنسجة المتخصـصة للولادة المعروفة باسم "المشيمة" (هي غير موجودة في أنواع "التغذية بالمح").

ومن أجل استكشاف تطور توفير الأمهات للتغذية الجنينية ونمو المشيمة فـي أسـماك البيوسيليوبـسيس Poeciliopsis، فقـد اسـتخدم ديفيـد رزنيـك David Reznick وزملاؤه التصنيف الجزيئي المستند إلى تسلسل دنا المايتوكونـدريا mtDNA (من دراسة سابقة) كخلفية تاريخية، وقد تبين مـن التـصنيف التطـوري للخواص هذا، أن التركيب المشيمي تطور ثلاث مرات منفصلة علـى الأقـل فـي أسماك البيوسيليوبسيس وحدها (شكل ٤-٥)، وكذا في أماكن أخرى من عائلة أسماك البيوسيليـداي Poeciliidae، وكانت الأصناف المشيمية Placental Taxa، في كـل حالة، منغمسة بعمق في الـ"حزم" Clades المكونة من أنـواع ضـئيلة أو معدومـة النماء المشيمي، أو الرعاية الأمومية للأجنة. إضافة إلى ذلـك استخلص رزنيـك وزملاؤه 2002 من دراسة الأبعاد الزمنية التقريبية في أعمـاق التـصنيف (علـى أساس اعتبارات الساعة الجزيئية) أن التحولات التطورية من الغياب التام للمـشيمة، إلى وجودها في شكلها المنقح، يمكن أن تستغرق أقل من ٧٥٠,٠٠٠ ألف سنة.



شكل ٤ ـ ٥

تصنيف تطوري جزيئي لأسماك البيوسيليوبسيس (رزنيك وزملاؤه ٢٠٠٢).

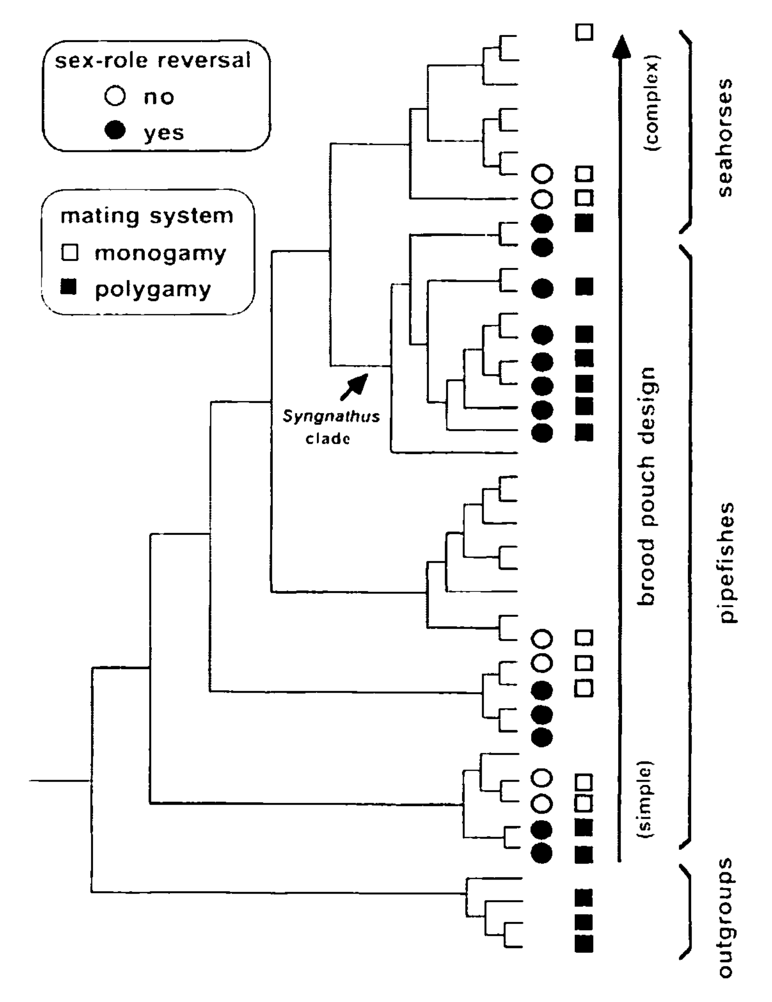
وقد نوه هؤلاء الباحثون أيضًا إلى إمكان وجود تماثل بين تطور المشيمات وتطور عيون الفقاريات (انظر الفصل ٦، العيون تمتلكها)، ومنذ أن عبر تشارلز داروين عن دهشته من وجود مثل هذه "الأجهزة شديدة الكمال"، سعى علماء البيولوجيا إلى فهم كيفية بزوغ هذه التأقلمات المعقدة من أحوال أولية غاية في البساطة وفيما يتعلق بالعيون افترض داروين أن حتى الأعضاء البسيطة الحساسة للضوء ربما، تكون لها ميزات تأقلمية تحت عدد من الظروف الإيكولوجية. حتى إن الظهور التدريجي للإبصار المنقح قد يكون تم تفضيله عن طريق الانتقاء الطبيعي في كل خطوة من خطوات التقدم التطوري نحو مستقبلات بصرية أكثر تفصيلاً وتعقيدًا، وفي الواقع قدَّر واضعو النظريات، أن تطور العيون شديدة التعقيد، يمكن أن يستغرق حوالي ٤٠٠ ألف سنة فقط (نيلسون وبلجر **Nilsson and Pelger 1994**)، مع الوضع في الاعتبار أن هذا مجرد تكهن مبني على الاحتمالات الممكنة.

ويمكن تصور سيناريوهات مماثلة عن تطور المشيمة السريع عبر مراحل وسيطة، ولكن مع إضافة تقل عدد الدلائل التجريبية المتوفرة الآن. ويفترض أن المشيمات (مثل العينين) تمثل تأقلمات معقدة، ربما اقتضى تطورها إلى تأقلمات تراكمية في جينات متعددة (على سبيل المثال، يشارك أكثر من ٥٠ موقعا جينيًا في نمو المشيمة الحديثة في الثدييات) (روزانت وكروس **Rossant and Cross 2001**)، وعلى الرغم من أن أحدًا لا يعرف بعد على وجه التحديد كم من جينات كثيرة تكمن وراء تطور المشيمات المتقدمة. وتوفير الأمهات لغذاء أجنة "حزم" أسماك البويسيليد **Poeciliid clades**، فإن نتائج خرائط التصنيف التطوري للصفات تشير إلى أن تطور المشيمة في هذه الأسماك حدث بشكل سريع ومتكرر.

حمل الذكور

تبدي جميع الأنواع الـ ٢٠٠ الموجودة في عائلة السنجناثيدي Syngnathidae ظاهرة مختلفة تماما في الحمل؛ ففي هذه الأسماك الأنبوبية Pipefishes وأفراس البحر Seahorses، تتحمل الذكور (بدلاً من الإناث) عبء إعاشة الأجنة النامية، وتبدأ العملية عندما تنقل الإناث الممتلئة بالبيض كل حمولتها من البيض أو بعضها (عشرات أو مئات من البيض) إلى المكان المخصص لوضعه في جراب الحضانة **brooding area or pouch** أسفل بطن الذكر أو تحت ذيله، ثم يقوم الذكر بتخصيب حمولة البيض بحيواناته المنوية، ويحمل الأجنة النامية لعدة أسابيع قبل ولادة نسل يشبه نُسخا مصغرة من الكبار، ويغذي الوالد صغاره خلال فترة الحمل، كما أنه يتولى ضبط الضغط الأسموزي، وتوفير الحماية لهم، على حين أن الأم لا تلعب أي دور في رعاية الأبناء.

ويختلف تركيب جهاز حضانة الذكر اختلافًا كبيرًا بين أنواع السنجناسيدات الموجودة؛ فعلى أقصى أطراف هذا الطيف توجد أجربة داخل الجسم (محصنة)، ولها تعقيدات عضوية كبيرة، وكثيرا ما تضم سمات مثل المشيمة، ويشيع هذا النمط في أكثر أنواع أفراس البحر الموجودة، وفي الطرف الآخر من الطيف توجد أجربة بسيطة للحضانة وغير محمية نسبيًا، وتقع على الجهة البطنية من جسم الذكر؛ حيث يلتصق البيض بها، دون تضمينه داخل الجسد؛ وتوجد هذه الحالة في أنواع قليلة من السمك الأنبوبي الواقع بين هذين النقيضين، وتمتلك أنواع أخرى من السمك الأنبوبي، إما غرفًا غشائية رقيقة تحيط بكل بيضة، وإما أنواعا مختلفة من الجيوب البطنية المحتواة جزئيًا داخل الجسم، ولها أغطية واقية تمتد بين مختلف البيض والأجنة.



شكل ٤ ـ ٦

شجرة تصنيف صفات تطورية لـــ٣٦ نوعًا من السنجناثيدي، إضافة إلى أربعـــة أصناف خارجية، استنادًا إلى تسلسلات دنا المايتوكوندريا (ويلـــسون وزمـــلاؤه ٢٠٠٣)، ومطابق على العقد الطرفية التوزيعات الحالية (كلما تيسرت معرفتـــه) لأنظمة التزاوج الأحادية في مقابل الأنظمة المتعددة. ووجود في مقابـــل عـــدم وجود انعكاس في الأدوار الجنسية ضمن الأنواع الموجودة.

وقد بحث أنتوني ويلسون وزملاؤه Anthony Wilson and colleagues (٢٠٠٣) تاريخ تطور الأجربة الحاضنة من خلال رسم خرائط لتوزيعات التصنيف لمختلف التصميمـــات التركيبيـــة البديلـــة ومـــطابقتها على تصنيـــف خواص دنا المايتوكوندريا لأكثر من ٣١ نوعًا ممثلاً من هذه الأنواع (الشكل ٤- ٦)، وأظهرت النتائج عمومًا وجود توافق جيد بين انتماء الأسماك إلى حزم معينة، وأنواع خاصة من شكل الأجربة الحاضنة، وعلى سبيل المثال كانت لكل أنواع الأسماك من حزمة سنجناثوس Syngnathus clade أجربة داخل الجسد، مع وجود اثنين من الثنيات الجلدية ملتصقين على كل جـــانب؛ أما حزمة الهيبـــوكامبس Hippocampus clade من أفراس البحر Seahorses، فكانت فريدة من حيث امتلاكها لجراب كامل محاط بغطاء واحد، من ناحية أخرى، فقد تكرر كل من التصميمين أو الثلاثة الآخرين في مختلف فروع الشجرة الجزيئية، مما يدل على حالات قليلة من أصول تطورية مستقلة، وعمومًا، يتفق التصنيف الجزيئي مع فكرة أن الأصول التطورية للبنيات البسيطة للأجربة بصفة عامة كانت سابقة للأجربة الحاضنة الأكثر تعقيدًا (انظر الشكل رقم ٤ - ٦).

ويمكن افتراض أن الحمل الذكري في حد ذاته يؤهل السنجناثيدات لاعتبار أدوارها الجنسية معكوسة مقارنة بالثدييات؛ حيث إن الإناث هي الجنس الذي يحمل. ومع ذلك يجرى تعريف حدوث "الانعكاس الجنسي" في كثير من المقالات العلمية كلما زادت منافسة الإناث من أجل الحصول على مزيد من الأزواج، وبهذا المعيار يمكن النظر إلى بعض أنواع السنجناثيد بصفتهم معكوسي الأدوار الجنسية، على حين لا ينطبق ذلك على أنواع أخرى، ويمكن الاستدلال على ذلك مثلاً، بأن الإناث في بعض، وليس كل، أنواع السنجناثيد، ينتج فيما بينها، بيضًا بأعداد أكبر كثيرًا مما يمكن استيعابه في الأجربة الحاضنة للذكور، مما يجعل من الذكور عنصرًا محددًا من الناحية الإنجابية، ويجعل الإناث تتنافس عليه. ولانعكاس الدور

الجنسي من واقع هذا التعريف بعض التشعبات غير المتوقعة؛ حيث تميل الإناث إلى ممارسة تعدد الأزواج، كما يرجح إظهار الإناث لصفات جنسية نمطية خاصة بشكل أكثر من الذكور. وتختلف كل هذه الخصائص جذريًا مع ما يلاحظ عادة في الأنواع ذات الأدوار الجنسية التقليدية. وتميل الإناث في تلك الأنواع التقليدية إلى كونها القوة المحددة، بحيث تقع الذكور تحت التأثير القوي للانتقاء الجنسي، وكثيرًا ما تظهر (الذكور) أوصافًا مستفيضة؛ من أجل جذب أقران التزاوج (تذكر ذيول الطواويس)، أو للتقاتل فيما بينها للحصول على أنثى (تذكر قرون الكباش)، وهناك مجموعة كبيرة من المقالات العلمية المنشورة تظهر أن موضوعات السلوك الجنسي، والانتقاء الجنسي، والازدواج الجنسي (الاختلافات المظهرية بين الذكور والإناث)، ونظم التزاوج يمكن أن تكون متشابكة إلى حد بعيد.

وفي محاولة لترتيب بعض هذا التعقيد قام ويلسون وزملاؤه **Wilson et al.** ٢٠٠٣ أيضًا بعمل خريطة للنتائج التجريبية بشأن "الانعكاس الجنسي" ونظم التزاوج، ومطابقتها على تصنيفهم الجزيئي لأسماك السنجناثيد (الشكل ٤ – ٦). وقد مكن ذلك الباحثين من استكشاف عدة فرضيات تطورية، وعلى سبيل المثال كان أحد الاحتمالات يتمثل في إمكانية توقع انعكاس الأدوار الجنسية من مدى تعقيد تصميم الجراب الحاضن؛ لأن حيازة الذكور لأجربة من هذا القبيل قد تكون عاملاً محددًا مهمًا للإناث الراغبات في التزاوج (على افتراض أن مدى تعقيد تطور الجراب يعكس مزيدًا من اهتمام الذكور برعاية الصغار)، ولكن لم يتأكد هذا التوقع من خلال تحاليل تصنيف الخواص، التي أظهرت بدلاً من ذلك وجود الحزم ذات الأدوار الجنسية المعكوسة في كل من تصنيفات السنجناثيد؛ سواء من تميز منها بالحضانة البسيطة أو المعقدة، ويتمثل أحد التفسيرات المحتملة في أن تعقيد تصميم الأجربة الحاضنة قد لا يكون مؤشرًا يعتد به على الاهتمام النسبي للذكور برعاية الصغار.

وهناك فرضية تطورية أخرى اكتسبت دعمًا مبدئيًا من التحليلات الإحصائية لتصنيف الخواص؛ ذلك بأن انعكاس الأدوار الجنسية بين أنواع السنجناثيدا يميل إلى الارتباط تصنيفيًا مع تعدد الأزواج من قبل الإناث، على سبيل المثال تميزت جميع أسماك السنجناثيدا الأنبوبية، ممن تتوفر عنها المعلومات، بكونها متعددة التزاوج، ومنعكسة الأدوار الجنسية في الوقت ذاته (الشكل ٤ - ٦)، على حين كانت جميع أنواع أفراس البحر من نوع الهيبوكامبس أحادية التزاوج، ولها أدوار جنسية تقليدية؛ وعلاوة على ذلك، فمن بين الأسماك الأنبوبية التي تم توثيق نظم التزاوج وراثيًا لها حتى الآن (باستخدام التحليلات الجزيئية لظاهرة رعاية الإناث (للأمومة)، ورعاية الأباء (جونز وآفيز ٢٠٠١ Jones and Avise)، فإن الأنواع متعددة الأزواج هي تلك التي تبدي فيها الإناث قدرًا أكبر من الصفات الجنسية الثانوية (مثل وجود خطوط لامعة في الجسم خلال موسم التكاثر).

جدير بالذكر أن جميع الاستنتاجات الواردة أعلاه هي مجرد بيانات أولية وتستدعي مزيدًا من التحقيق، ولكن تظل هناك مسألة ثابتة؛ حيث يمنح الحمل الذكري وانعكاس الأدوار الجنسية في الأسماك الأنبوبية وأفراس البحر- في بعض الأحيان- الباحثين منظورًا جديدًا تماما عن أنماط الإنجاب. ومما لا شك فيه أن هذه الأسماك الصغيرة قدمت خدمة علمية كبيرة من خلال تنبيهنا إلى وجوب إعادة النظر في كثير من القواعد التقليدية حول سلوكيات التزاوج الحيواني.

الحياة والتكاثر بالسيف

تميل الإناث إلى أن تكون هي العنصر المحدد في عملية الإنجاب في الأسماك الأخرى (غير ذكور السنجناثيدا الحوامل- القسم السابق)، وبناء على ذلك

فتشتد المنافسة من أجل الحصول على ذكور للتزاوج، ويمكن لإناث هذه الأنواع أن تكون انتقائية في اختيارها لشركاء التزاوج، (فضلاً عن المنافسة المباشرة بين الذكور وبعضها البعض على لقاءات التزاوج)، مما يمكن أن يؤدي إلى انتقاء جنسي مكثف للذكور، وتكون المحصلة النهائية من ذلك تطوير الصفات الجنسية الثانوية ونمائها؛ مما يعزز من جاذبية الذكور إلى الجنس الآخر، وتوجد أمثلة محتملة لهذه الأسماك؛ مثل ظهور الألوان البراقة على ذكور سمكة الشمس **Sunfish** (في عدة أنواع من الليبوميز **Lepomis**) خلال موسم التكاثر، وكذا ظهور بقع لامعة وزعانف مزينة على جسم الذكور في أسماك الجوبي **Guppies** (نوع بوسيليا ريتيكيولاتا **Poecilia reticulata**)، ويبدو أن الإناث في هذه الأنواع تنجذب إلى الذكور ذوي الألوان الزاهية، ولعلها مجرد نزوة الأنثى، أو ربما لأن زينة الذكر الزاهية تعد مؤشرًا صادقًا على الجودة العالية (مثل الخلو من الطفيليات أو الأمراض)، وفي كثير من الأحيان يتعارض الانتقاء الجنسي مع الانتقاء الطبيعي؛ ففي ذكور أسماك الجوبي- على سبيل المثال- لعل بقع الجسم الزاهية تجذب الإناث، ولكنها أيضا جذابة في أعين الحيوانات المفترسة، وبناء على ذلك أسفر الانتقاء الطبيعي- عن طريق الافتراس المكثف لذكور الجوبي الملونة في المجارى المائية الغنية بالمفترسين في المناطق المدارية- عن وجود ذكور ملونة في هذه الجداول أقل من الذكور التى تعيش في أماكن خالية من المفترسين حيث يتمتع الانتقاء الجنسي بحرية أكثر.

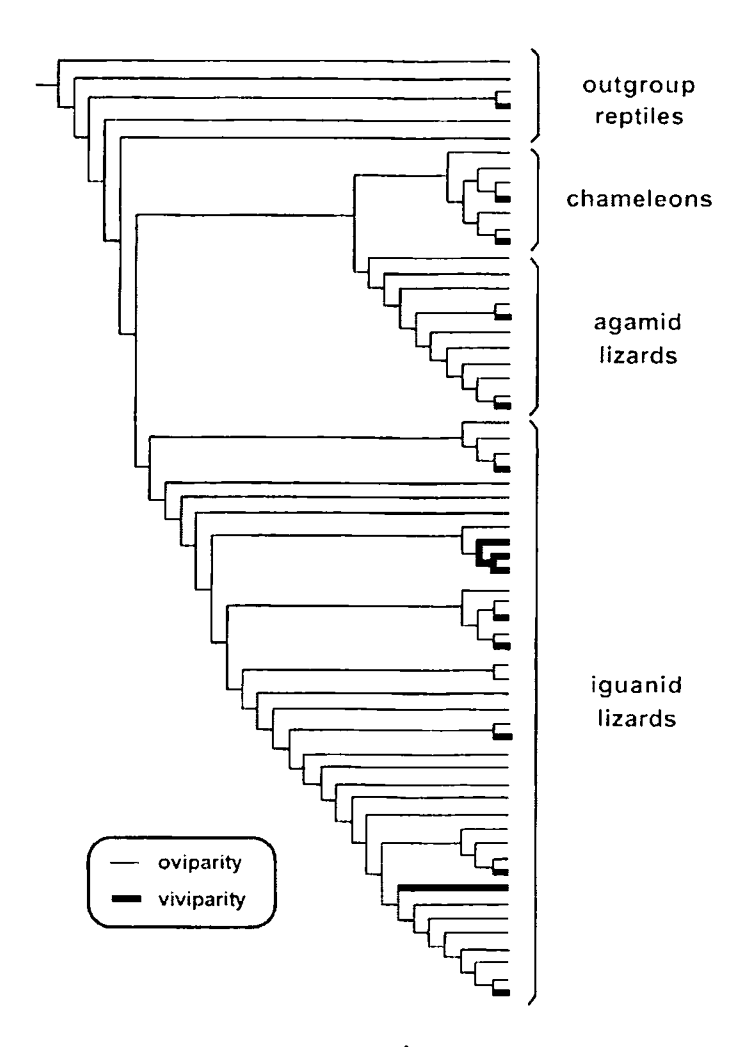
وهناك مثال آخر عن وقوع عبء الانتقاء الجنسي على كاهل الذكور، يتضمن ذكور الأسماك ذات الذيل الشبيه بالسيف **Swordtail** من جنس زيفوفورس **Xiphophorus** (بيوسيليدا **Poeciliidae**)، وتكتسب الذكور عند النضج امتدادا طويلاً ملونًا، يمتد من الجزء السفلي من الزعنفة الخلفية (الذيل)،

وقد يتجاوز طول هذا الذيل الشبيه بالسيف (المغول) طول باقي جسم الذكر في الذكور الأكبر سنا. ولا تستخدم الذكور سيوفها في القتال، بل أثناء فترة ما قبل التزاوج؛ حيث تعرض على الإناث المهتمة، ويبدو أن للحجم أهمية خاصة، كما يبدو من ملاحظة تفضيل الإناث (المهتمة بذلك) للذكور الأطول ذيلا للتزاوج. وفي الواقع يبدو أن الانتقاء الجنسي من خلال تفضيل الأنثى مسئول عن كل الأمور المتعلقة بالسيف في هذه الأسماك.

ترتبط الأسماك سيفية الذيل ارتباطًا وثيقًا بالأسماك المفلطحة **Platyfishes** (أيضًا من جنس زيفوفورس **Xiphophorus**)، ويتمثل الفرق الفعلي الرئيسي بين أسماك سيفية الذيل والأسماك المفلطحة في امتلاك ذكور الأسماك السيفية لذيول شبيهة بالسيف، على حين تفتقد ذكور الأسماك المفلطحة لهذه الذيول السيفية. ومن المثير للاهتمام، أن إناث الأسماك المفلطحة، تفضل أيضًا التزاوج مع ذكور أسماك لهم ذيول سيفية من نوعها نفسه كلما أتيح لها الخيار. وقد اتضح ذلك من خلال التجارب المعملية عندما قام الباحثون بزرع ذيول بلاستيكية جراحيًا في ذكور الأسماك المفلطحة، وقد دأبت بعد ذلك إناث الأسماك المفلطحة على تفضيل التزاوج مع هذه الذكور "المعززة"، عن غيرها من ذوات الذيول القصيرة المعتادة، وقد طرحت هذه الملاحظات غير المتوقعة سؤالا مشابهًا لسؤال الدجاجة أم البيضة: من منهم جاء في بداية تطور الزيفوفورس: سيوف الذكور أم تفضيل الإناث لسيوف الذكور؟ ومع وضع الملاحظات السلوكية المذكورة أعلاه بشأن أفضليات الإناث عند التزاوج، وقد تأتي الإجابة من خلال تحليلات تصنيف الخواص.

وقد يتفق الموقع السلفي للأسماك المفلطحة مقارنة بالأسماك السيفية اللاحقة مع الفرضية القائلة: إن المسألة بدأت بتفضيل الإناث (المعروفة أيضا باسم فرضية الميل المسبق). وعلى صعيد آخر فإذا كانت الأسماك سيفية الذيل سابقة على

الأسماك المفلطحة، إذًا يحتمل أن تكون السيوف (وليس تفضيل الإناث للسيوف) قد فقدت بصفة ثانوية من الأسماك المفلطحة الحديثة، ومن أجل معالجة هذه القضايا، جرى تسجيل نهج التصنيف الجزيئي لأكثر من ٢٠ نوعا من الزيفوفورس كخلفية تاريخية. وتبين أن الأنواع عديمة الذيل، وسيفية الذيل، قد امتزجت في تصنيف الزيفوفورس (الشكل ٤-٧) من دون تشكيل حزمة متماسكة من أي منهما. وهكذا، تبدو التحولات (الانتقالات) التطورية بين وجود السيوف وغيابها داخل هذا الجنس سريعة ومتكررة الحدوث. ومن ثم يظل تحديد أسلاف هذه الحزمة مسألة جدلية إلى أبعد الحدود. وعلى أية حال، فتفتقد الأنواع البعيدة (الطرفية- الخارجية) في الجنس الشقيق بريابيللا **Priapella** إلى وجود سيف بصفة دائمة، مما يشير إلى احتمال عدم وجود سيف في حزمة السلف المشترك الأقدم **Xiphophorus + Priapella** (انظر الشكل رقم ٤-٧)، ومن المثير للاهتمام أن التجارب السلوكية قد أظهرت أن إناث بعض أنواع البريابيللا يفضلن أيضا التزاوج مع الذكور من النوع نفسه من المزينين بذيل سيفي، وهكذا مع وضع كل الأمور في الاعتبار فإن البيانات المتاحة تقدم دليلاً قويًا (وإن لم يكن نهائيًا) على الفرضية القائلة: إن ميل الإناث المسبق لتفضيل الذكور سيفية الذيل يسبق تطوريًا ظهور السيوف نفسها.



شكل ٤ ـ ٧

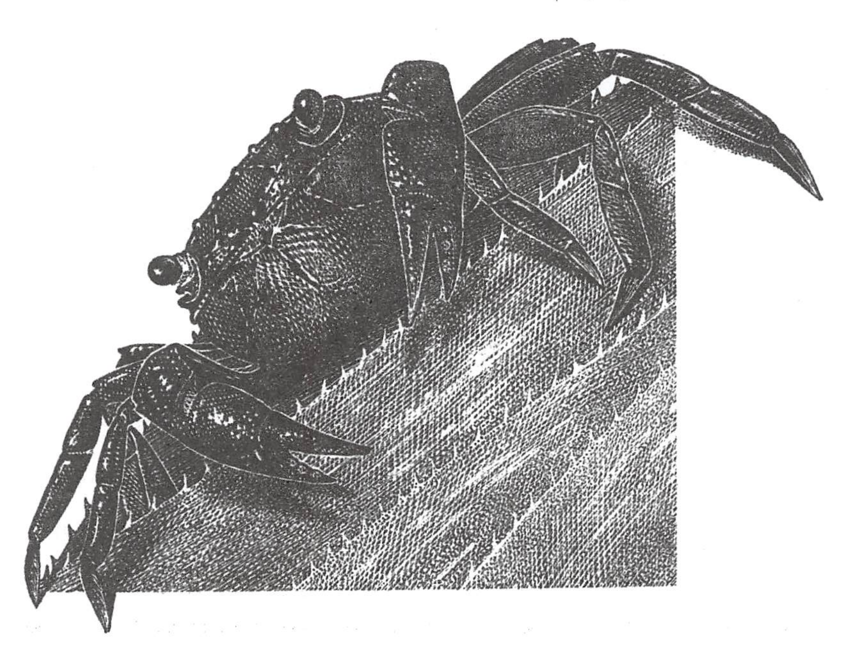
تطور أنواع أشكال الذيول في ٢٥ نوعا من الأسماك سيفية الذيول. والأسماك المفلطحة، وما شابهها. تدل الرسوم المستديرة على الترجيحات النسبية (من واقع تحاليل رسم خرائط تصنيف الخواص التطوري) لحالات الذيل المحددة عند عقد مختلفة من الشجرة. (شلوتر وزملاؤه ١٩٩٧؛ استنادًا إلى تصنيف الخواص الجزيني من د. ماير وزملائه ١٩٩٤).

كذلك يشير التصنيف الجزيئي إلى فقد السيوف (على سبيل المثال في الأنواع ٥ و ٨ في الشكل ٤-٧)، كما تم اكتسابها في مناسبات متعددة في داخل حزمة الزيفوفورس، مما يوحى بأنه على الرغم من جاذبيتها للإناث فإن السيوف قد تشكل عبئا كبيرا بالنسبة للذكور؛ فربما تكون باهظة التكلفة من ناحية الجهد المطلوب لإنتاجها وصيانتها، أو ربما تكون مرهقة أو تشكل عائقا للنشاط والحركة؛ وفي الواقع، بينت الدلائل التجريبية الأخيرة أنه يتعين على الذكور الأطول سيوفا، بذل مزيد من الطاقة أثناء السباحة الروتينية، أو رقصات الغزل، مع استهلاك مزيد من الأوكسجين. مقارنة بالذكور الأقصر سيوفا (باسولو والكاراز ٢٠٠٣ Basolo and Alcaraz).

رعاية الفقس (الصغار) لدى سرطانات جامايكا البرية

تعد جامايكا موطنا لتسعة أنواع من السرطانات البرية (الأرضية) Land crab من عائلة الجرابسيدا Grapsidae، وتسكن هذه الحيوانات الغريبة مختلف البيئات البرية والمياه العذبة في الجزيرة، وتظهر درجات متفاوتة من الاعتماد على المياه، وعلى الرغم من وجود عديد من الأنواع الأخرى من سرطانات جرابسيدا في أماكن أخرى (في مجتمعات المد والجزر في المقام الأول في جميع أنحاء العالم)، وبصرف النظر عن استقلالها الكامل عن البحر، فإن تفاني الوالدين بشكل استثنائي لليرقات والصغار يعد أهم ما يميز السرطانات المتوطنة في جامايكا عن معظم السرطانات الأخرى؛ فعلى حين تطلق معظم السرطانات الأخرى يرقاتها حرة في مياه المحيط لتكافح بأنفسها، فإن سرطانات البر الجامايكية تعتني بفقسها بنشاط ملحوظ، وعلى سبيل المثال تربي كل أم من سرطانات بروميلياد Bromeliad Crab (ميتوبولياس ديبريسس Metopaulias depressus)

صغارها في إبط إحدى أوراق نبات البروميليدا المملوءة بالماء وهناك تقوم بحركات دائرية مما يساعد على تغذية الماء بالأكسجين، كما تزيل المخلفات، وتغذيهم وتحميهم من العناكب المفترسة وحوريات الذباب **Damselfly** المؤذية؛ حتى إنها تجر إليهم بالقواقع الفارغة التي توفر لهم مصدرًا للكالسيوم، وتفيد أيضًا في تعديل درجات الحموضة، وهناك نوع آخر من السلطعونات المستوطنة في جامايكا معروف باسم سلطعون أصداف القواقع، سيسارما جرفيسي **(Sesarma jarvisi)**. يقلب الكبار البالغون منه صدفة قوقعة فارغة لجمع مياه الأمطار، أو يأتون بالماء إلى القوقعة لعدة أشهر؛ لتصبح القوقعة بعد ذلك مكانًا مناسبًا لحضانة الأبناء ونموهم.



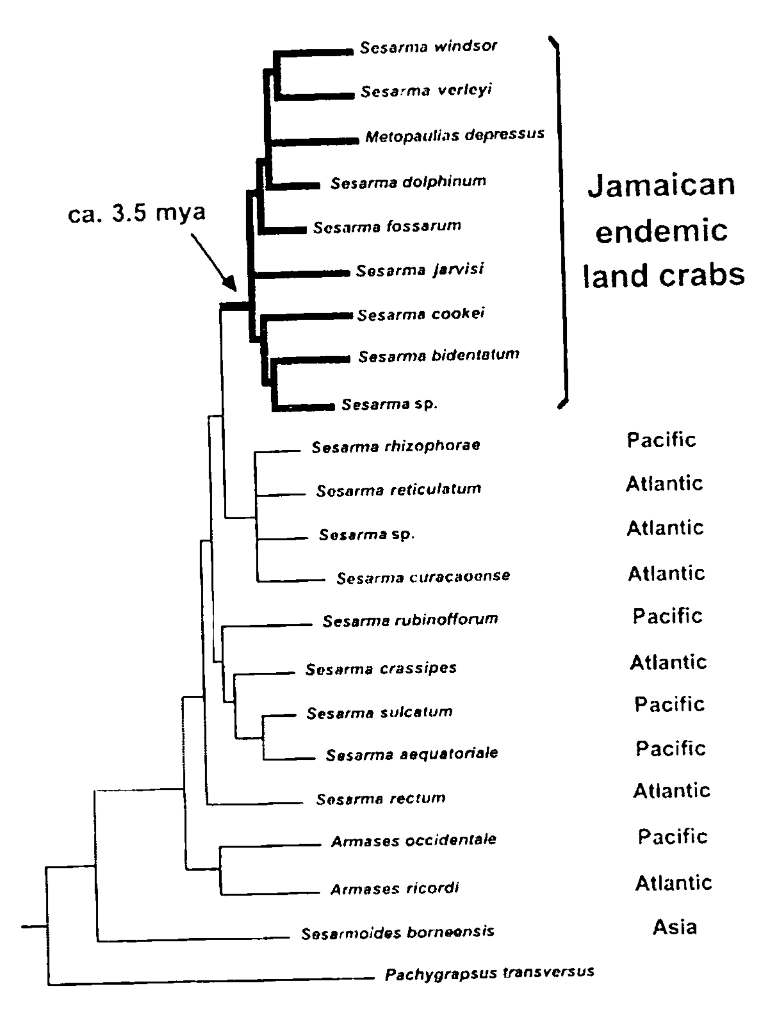
سرطان بروميلياد الجامايكي

ويرتبط عديد من المعالم الشكلية مع هذه التكيفات السلوكية لرعاية الحضنة. وعلى سبيل المثال يمتلك سلطعون البروميليدا جسما مسطحًا يسمح له بالانحشار في المحور الضيق (إبط) لورقة النباتات العائلة له، وقد أثار تنوع أشكال الجسم وأساليب الحياة بين السرطانات المتوطنة في جامايكا أسئلة حول أصولها التطورية وتصنيفها، ويقوم أحد الآراء أساسا على دراسات الشكل الخارجي، ويقول إن بعض سرطانات البر الجامايكية قد تكون على قرابة لصيقة مع بعض الأنواع التي تعيش في أماكن أخرى من العالم، أكثر من قرابتها إلى غيرها من أنواع سلطعون البر في جامايكا نفسها، وقد ضمت على وجه الخصوص إحدى المجموعات المقترحة للقرابة التطورية أنواعا من سرطانات المياه العذبة من جنس سيسارمويد **Sesarmoides**، من جنوب شرق أسيا، على حين ترى النظرية المنافسة أن جميع سرطانات البر الجامايكية تطورت من السلف نفسه الذى يقطن المحيط (وربما يشبه سيسارما كوراكوينس **Sesarma curacaoense**، وهى الأنواع البحرية الوحيدة الموجودة الآن في جامايكا).

وفي هذه الحالة تكون صفات الجسم المشتركة لمختلف سرطانات البر الجامايكية، وبعض سرطانات المياه العذبة، وسرطانات البر في الأماكن الأخرى، ناتجة من تطور تقاربي في كل منها.

ومن أجل اختبار هذه النظريات المتضاربة قام شوبارت وزملاؤه **Schubart et al.** ١٩٩٨ بمعايرة تسلسل الدنا من المايتوكوندريا لجميع الأنواع الحية من سلطعونات البر الجامايكية، بالإضافة إلى ممثلين عن غيرها من الأنواع ذات الصلة من سلطعونات أسيا، والمحيط الأطلسي، والمحيط الهادئ، ومن المياه الإقليمية لبنما، وتشير نتائج التصنيف الجزيئي، الموضح في (الشكل ٤ – ٨) إلى ما يلي: أولا: تنتمى كل سرطانات البر الجامايكية إلى حزمة واحدة، وهذا يعني أنه يكاد

يكون من المؤكد أنها نتاج تكيف (تأقلم) تطوري إشعاعي **Evolutionary radiation** حدث داخل الجزيرة أو بالقرب منها، وثانيًا: لم يسفر تطبيق التصنيفات التقليدية لسرطانات الجراسبيد **Grapsid crabs** عن التعرف على أي من هذه العلاقات التطورية الجينية، وعلى سبيل المثال كان ينبغي، وفقًا لمعايير التصنيف التطوري، وضع سرطانات بروميلياد الجامايكية في جنس سيسارما **Sesarma**، بدلاً من جنس ميتوبوليا **Metopaulias**، ثالثًا: يبدو أن أقرب الأقارب الأحياء من السرطانات المستوطنة في جامايكيا هو الأنواع البحرية المستوطنة في أماكن المد والجزر من الأمريكتين (بدلاً من أسيا)، وهذا يعني أن المستعمرات السرطانية الأولى لسرطانات جامايكا البرية ربما انحدرت من أسلاف السرطانات البحرية التي سكنت منطقة البحر الكاريبي.



شكل ٤ ـ ٨

التصنيف التطوري الجزيئي (على أساس تسلسل دنا جينات المايتوكوندريا (mtDNA) لأكثر من ٢٠ نوعا من سرطانات الجراسبيد (شوبارات وزملاؤه ١٩٩٨). لاحظ أحادية تصنيف الجامعات المستوطنة في جامايكا، والتي يبدو أنها انحدرت من سلف مشترك يعود تاريخه إلى حوالي ٣.٥ ملايين سنة مضت.

وقد سمحت البيانات الجزيئية أيضًا بتقدير زمن وقوع الاستيطان؛ فقد جرى أولاً تقدير معايرة أولية للساعة الجزيئية لدنا المايتوكوندريا لجنس السيسارما Sesarma من خلال مقارنة الأنواع الحية على شاطئيْ بنما المتقابلين، ومن المعروف أن هذا العائق الأرضي للكائنات البحرية برز فوق سطح البحر منذ نحو ثلاثة ملايين سنة مضت، ومن ثم نتج عنه ازدواج في الأنواع الشقيقة، يتطور كل منها بشكل مستقل منذ ذلك الوقت، في كل من المناطق الاستوائية من المحيط الأطلسي وما يقابلها من مناطق المحيط الهادئ، واستنادًا إلى حسابات الساعة الجزيئية لهذه الأنواع الشقيقة وجد أن المسافات الجينية الملاحظة بين سرطانات أراضي جامايكيا تشير إلى أن تطورها الإشعاعي (أي المتفرق) بدأ منذ ما يقرب من ٣,٥ ملايين سنة مضت، وتتوافق هذه الاستدلالات الجينية مع الدلائل الجيولوجية التي تشير إلى أن كتلة اليابسة في جامايكيا صارت متاحة للاستيطان فقط بعد نهاية غمر البحر الكاريبي لتلك الجزيرة في وسط العصر الجيولوجي الثالث منذ حوالي ١٠- ٢٠ مليون سنة مضت.

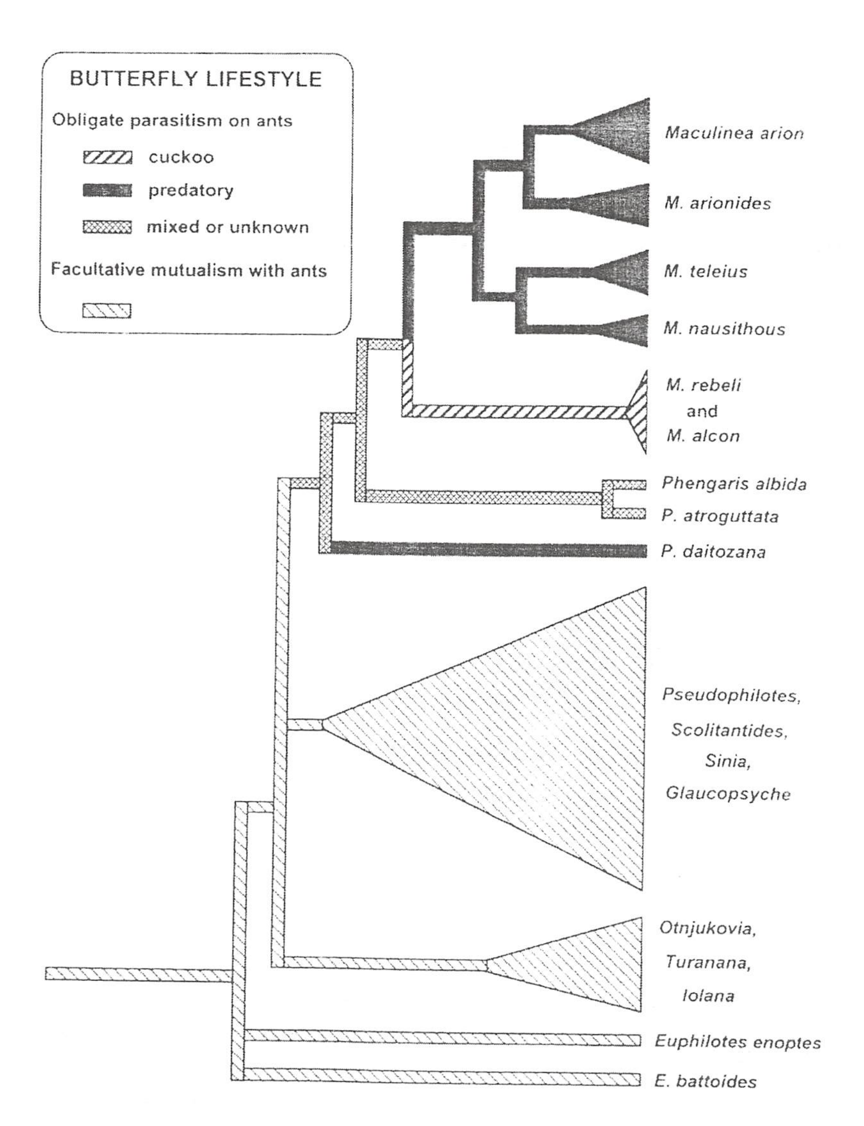
وتشير النتائج بصفة عامة إلى أن سرطانات البر الجامايكية طورت تكيفها المتنوع بشأن الحياة البرية (غير البحرية)، وكذا الرعاية المعقدة لنسلها خلال فترة قصيرة نسبيًا من التطور، أي في غضون مجرد بضعة ملايين من السنين وفي المقابل، وعبر الفترة الزمنية نفسها، ظلت السرطانات البحرية الشقيقة في كل من المحيطين الأطلسي والهادئ، المعزولين عن بعضها البعض ببرزخ بنما، متشابهة إيكولوجيًا ومورفولوجيًا إلى حد بعيد، وبناءً على ذلك فإن الطبيعة البرية الجديدة التي توفرت في جامايكا، وبعد نجاح سلف السراطانات البحرية في استعمارها، فلا بد أنها أتاحت فرصًا إيكولوجية غير مسبوقة لدعم التطور وسرعة ظهور التباين في نسل السرطانات البرية في هذه الجزيرة.

تطفل الفراشات الاجتماعي على النمل

تستحق دورات حياة الفراشات الزرقاء الكبيرة **Large blue butterflies** (وهناك أنواع عديدة من جنس "ماكيولينا" **Maculinea**) أن توصف بأنها غير معقولة. تبدأ الأطوار الأولى من اليرقات بعد الفقس من البيض الصغير (قبل الانسلاخ) في التغذية لمدة أسبوعين أو ثلاثة على براعم زهور نباتات مضيفة (عائلة لها) معينة؛ مثل أعضاء عائلة نباتات الورد، وعندما تصل اليرقات إلى الطور الرابع من الانسلاخ فإنها تسقط إلى الأرض حيث تتلقفها بعض أنواع النمل المعينة، وعادة يكون النمل الأحمر من جنس مايرميكا **Myrmica**، ثم يحمل النمل يرقات الفراشة إلى أعشاشه؛ حيث (اعتماذا على نوع الفراشة)، تنتهج اليرقات عادات تغذية معينة؛ إما سلوكا افتراسيًا، حيث تتغذى بنشاط على يرقات النمل في أعشاشه، وإما سلوكا مشابهًا لطائر"الوقواق"، بحيث يجري إطعام يرقات الفراشة بغذاء مكون من بقايا مرتجعة أو بيض النمل، أو عناصر أخرى يقدمها من الفم إلى الفم النمل العامل في المستعمرة.

وقد ينشغل النمل الراعي بهذه المهمة التطفلية، لدرجة إهماله لذريته الخاصة من صغار النمل، حتى إنه قد يقوم بتقطيع يرقاته وصغاره ويعيد تدويرها لتغذية ضيوفه من يرقات الفراشات. وبعد استغلال يرقات الفراش للنمل المضيف؛ إما عن طريق الافتراس أو سلوك "الوقواق" في التغذية، تستكمل اليرقات في نهاية المطاف دورة الحياة، عن طريق التحول إلى الفراشات البالغة المألوفة ذات الأجنحة الزرقاء التي يمكن رؤيتها ترفرف في مواطنها في معظم أنحاء أوروبا وأسيا، كيف يمكن لمثل هذه العلاقة الغريبة أن تنشأ وتستمر بين يرقات الفراشة ومضيفيها من النمل المستغل؟

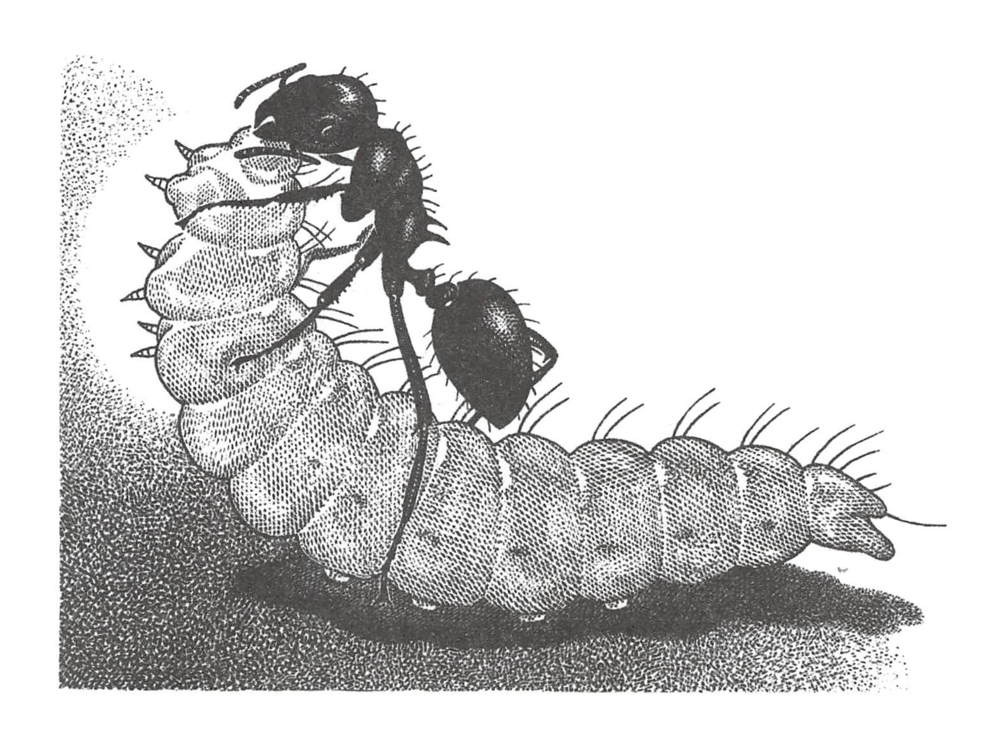
ومن حيث الآليات التقريبية فإن بعض قطع هذا اللغز معروفة، وأبرزها أن كل نوع من أنواع هذه الفراشات طور إنتاج جزيئات هيدروكربونية مميزة له، وهي تشبه إلى حد كبير تلك التي يصنعها النمل المضيف من نوع مايرميكا، وعندما تفرز اليرقات هذه المواد الكيميائية، فإنها (المواد) تعمل على ما يبدو



الشكل ٤ ـ ٩

تصنيف تطوري جزيئي لفراشات ماكيولينا وأشباهها، وموضح أيضًا التأريخات التطورية لسلوكياتها الحميمية مع النمل، المستخلصة من خريطة التصنيف التطوري للخواص (آلس وزملاؤه، ٢٠٠٤).

كمحفزات قوية؛ لخداع النمل العامل الذي يأخذ اليرقات إلى أعشاشه لتبنيها، كما لو كانت يرقاته الخاصة به، وبعبارة أخرى: تُكسب يرقات الفراشات القبول الاجتماعي في مستعمرات النمل عن طريق الهرمونات الخادعة، ومن ثم، تتيح لها استغلال المضيف بأنانية بالغة. ويشار أحياناً إلى هذه العلاقة بصفتها من أمثلة "التطفل الاجتماعي"، بسبب تورط الأنظمة الاجتماعية في المسألة، على حين لا يتلقى النمل أية فوائد واضحة من هذه الرابطة، وكل هذه الأمور تلح في طرح السؤال التالي: ما كيفية تسلسل الأحداث التطورية التي أدت إلى بزوغ هذه المنظومة الفـذة من العلاقـات بين الأنواع؟ ومن أجل البـدء في التصـدى لهذه المشكلة باستخدام منطق



نملة حمراء ترعى يرقة فراشة ماكيولينا

تحليل خرائط التصنيف التطوري للخواص، قام آلس وزملاؤه ٢٠٠٤ .Als et al، بتقدير التصنيف الجزيئي (من تسلسل دنا الأنوية والمايتوكوندريا)، لعدة أنواع من فـراشات ماكيولينا **Maculinea** وأقاربها ممن لهم أنماط حياة معروفة أو مشتبه فيها، تتضمن علاقات مماثلة بين عائل وطفيل. وقد قادت نتائج التحليل الملخصة في الشكل (٤-٩)، الباحثين إلى استنتاجات عدة مثيرة للاهتمام؛ أولاً، تنتمي كل أنواع الماكيولينا إلى مجموعة أحادية التصنيف، منغمسة تصنيفيًا ضمن مجموعة أوسع تضم أيضًا أعضاء من "فينجاريس" **Phengaris** (وهو جنس آخر يضم أنواعًا معروفة بالتطفل الاجتماعي الإلزامي على النمل).

ثانيًا: يدل توزيع أنماط حياة الفراشة وفق هذا التصنيف، على أن التطفـل الاجتماعي الافتراسـي (بـدلاً من التطفـل الاجتماعـي بالتغذية الفمية "مثل الوقـواق") كان على الأرجـح هو حـالة سلف حـزمة الـ"ماكيولينا- فينجاريس"، وأن التطفل الاجتماعي نفسه تطور على الأرجح في وقت سابق من خطوط نسل فراش كان يتطفل بشكل اختياري **Facultative mutualisms** (تطفل انتهازي مشترك يستفيد منه الطرفان) على النمل؛ بناءً على ذلك يكون نمط التغذية المشابه للوقواق (من الفم إلى الفم) قد تطور عن سلوك افتراسي اجتماعي (وليس العكس)، وربما أن جميع أشكال التطفل الاجتماعي في هذه الفراشات والنمل ظهرت على الأرجح في وقت سابق من علاقات منفعة متبادلة.

وقد أفادت نتيجة ثالثة من تحليل تصنيف الخواص بأن عديدًا من الأنواع المعروفة من الطفيليات الاجتماعية المفترسة من الماكيولينا، لها تقسيمات تصنيفية داخلية عميقة نسبيًا، على حين تغيب مثل هذه التقسيمات في كل من النوعين المعروفين من جنس ماكيولينا ريبلي **rebeli** وألكون **Alcon** ذوو أنماط التغذية الفمية (المشابهة للوقواق). بناءً على ذلك، فهناك احتمال لوجود بعض الأنواع الخافية بين الأنواع المفترسة، وليس بين أنواع أنماط التغذية الفمية.

وعلى الرغم من الاحتياج إلى مزيد من البحوث، لا سيما حول تفاصيل التماثل الكيميائي بين النمل المضيف وفراشاته الطفيلية لمزيد من التوضيح لحدود أنواع هذه الفراشات. فإن للنتائج التصنيفية الحالية دلالات تتعلق بالمحافظة على البقاء: ففراشات ماكيولينا معرضة للخطر الشديد في جميع أنحاء المنطقة الجغرافية البيولوجية **Palearctic region** (التي تشمل أوروبا والساحل الشمالي الغربي لأفريقيا وأسيا إلى الشمال من جبال هيمالايا)، وأصبحت من أهم أنواع اللافقاريات التي تهتم بها جهود المحافظة على البيئة في أوروبا، فإذا كان الأمر كما هو مرجح الآن فإن بعض الأنواع ذات الأوصاف المورفولوجية التقليدية (أوصاف مورفولوجية محددة) تتكون في الواقع من نوعين أو أكثر من الأنواع البيولوجية المميزة (المعزولة تناسليًا كمجموعات) مع اختلاف مواصفات المضيف، فإن العدد الحقيقي للأنواع المهددة بالانقراض حتما أكبر من المفترض سابقا، كما يصبح حجم أو مجموع أفراد كل نوع أقل من المفترض.

على الرغم من احتمال كون التطفل الاجتماعي الإلزامي لفراشات "ماكيولينا" على النمل، ناتجا تطوريًا متطرفا فإن هناك أشكالا أخرى من العلاقات المتبادلة بين الأنواع تنتشر على نطاق واسع في الطبيعة مع النمل، وتشير التقديرات إلى وجود نحو ١,٠٠٠,٠٠٠ نوع من الحشرات طورت آلية ما أو أخرى للتعايش بالتعاون الوثيق مع النمل، وتشمل هذه التطورات بعض التعديلات مثل دروع لمقاومة الهجوم، والتخفي لتجنب الكشف عن نفسها، أو استخدام إفرازات جسمية لاسترضاء النمل سلوكيًا أو إطعامه (هولدوبلر وويلسون ١٩٩٠ **Holldobler and Wilson**). ويستفيد كلا الشريكين من كثير من هذه التعاملات، كما يحدث- على سبيل المثال- عندما تفرز حشرة المن **Aphids** عسل المن **Honeydew** (سوائل غنية بالسكر)، التي تقدمه إلى النمل في مقابل الحماية من المفترسين، ومع شيوع مثل هذه التفاعلات السلوكية فليس من الصعب تصور أن الانتقاء الطبيعي قد يشجع أيضا

أحد الأطراف، أو كليهما على حد سواء، على الخداع، وأن أيًّا من آليات الغش قد ينطوي في كثير من الأحيان على السمات نفسها (مثل الإشارات الكيميائية) التي تسمح بالمعيشة المتبادلة. لقد كان هذا على ما يبدو هو الحال بالنسبة لفراشات ماكيولينا التي تستغل بأنانية ما يجود به النمل العائل لها.

عن زهور القردة[1] والطيور الطنانة

التطور معًا المشترك **Co-evolution** هو تطور جنسين متفاعلين إيكولوجيًّا؛ نظرا لوجود ارتباطات وظيفية قوية- فى غالب الأحوال- بين الأنواع التى تتطور مع بعضها. فمن المحتمل أن تتطور الصفات الظاهرية ذات العلاقة في هذه الأصناف تطورًا مشتركًا، مما يعني أن التطور المشترك في النظم البيولوجية يوفر أرضية خصبة لتصنيف الخواص المقارن، كما وضح فعلا في الدراسات السابقة التي تناولت نظم المفترس/ الفريسة (انظر تمويه الفراشات الموليرية **Mullerian mimicry butterflies** في الفصل الثالث)، وتفاعلات الطفيل مع العائل (انظر التطفل الاجتماعي للفراشات على النمل فيما سبق)، وبصفة عامة، يمكن أن تظهر رؤى جديدة بشأن احتمال تأثير أي من هذه الصفات الشكلية على أنماط التطور المشترك بين الأنواع المتفاعلة بيئيًّا في عملية التطور، وذلك من خلال رسم خريطة لأصول التصنيف والتحولات التاريخية للأشكال المتعددة ومطابقتها على أشجار التطور الجزيئي المنشأة بشكل مستقل.

ويأتى مثال آخر لهذا النهج من تصنيف الخواص المقارن من زهور القردة **Monkey flowers** (من جنس ميمولاس **Mimulus** قسم إريثرانثي **Erythranthe**) وملقحاتها الحيوانية (الطيور الناقلة لحبوب اللقاح)، وتوجد عدة أنواع من زهور

---

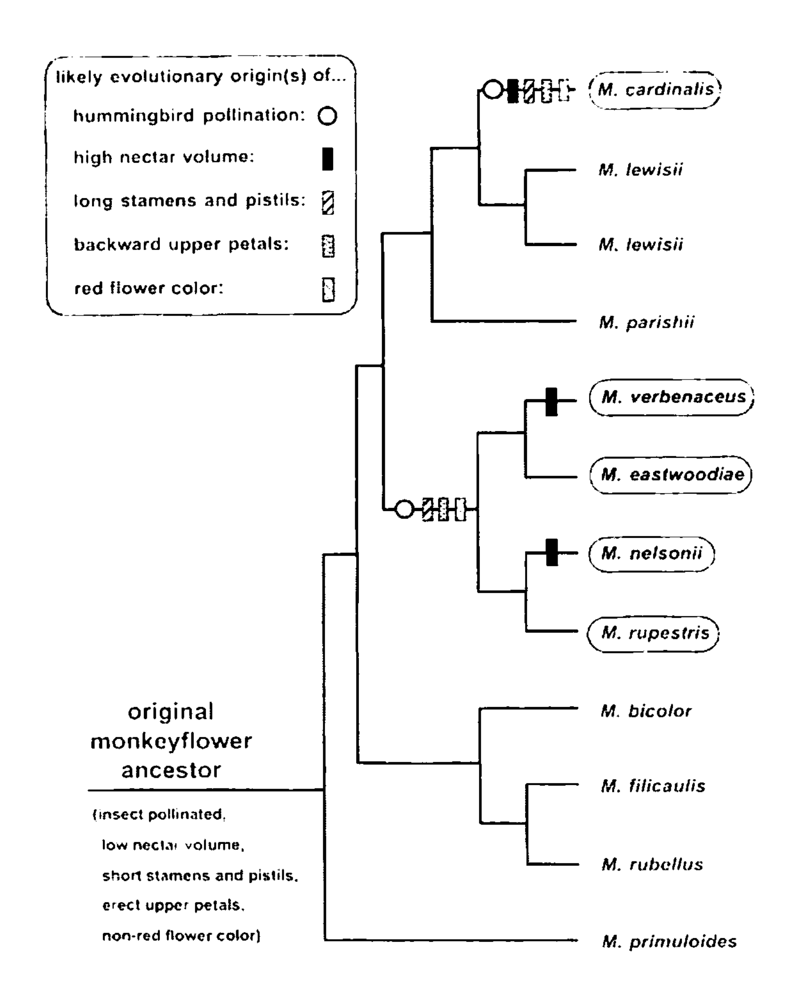
(١) سميت هكذا لتشابه بعض الزهور مع وجوه القردة.

القردة في مناطق مختلفة من غرب أمريكا الشمالية؛ حيث تظهر في مجملها تنوعًا كبيرا لصفات الزهور المتفردة، ذات الطابع الثنائي في كثير من الأحيان، فعلى سبيل المثال، وتبعًا لأنواع الزهور، قد تكون كمية الرحيق قليلة (١,١ ميكرولتر في كل زهرة) أو كبيرة (٧- ١٧ ميكرولترا)، وقد تكون البتلات منتصبة أم غير منتصبة، وقد يكون أي من السداة Stamen (عضو الزهرة الذكري)، أو المدقة Pistil (المتاع) قصيرًا (٠ - ٢١ سم) أو طويلاً (٣٢- ٥٠ سم)، وقد تكون ألوان الأزهار حمراء، أو صفراء، أو أرجوانية، أو وردية، أو بيضاء، ولا شك في إسهام هذا الجمال والتنوع في شيوع استخدام تلك الزهور بصفتها نموذجا لعديد من الدراسات الإيكولوجية.

كما حظيت علاقات التطور المشترك لزهور القردة وملقحيها، باهتمام علماء الإيكولوجيا أيضًا، حيث يتم تلقيح عدة أنواع بواسطة الطيور الطنانة، على حين يجري تلقيح البعض الآخر عن طريق الحشرات في المقام الأول وتنشأ بالتالي عدة تساؤلات: هل للتلقيح بواسطة العصفور الطنان أصل تطوري واحد أم أنه متعدد الأصول في إريثرانثي؟ وهل يتزامن الأصل (الأصول) التطوري لتلقيح الطائر الطنان تصنيفيًا مع ظهور أنماط معينة من الصفات في الزهور؟ وإذا كان الأمر كذلك فأيهم؟ وماذا يمكن أن تعني هذه الارتباطات التطورية بالنسبة إلى الضغوط الانتقائية المشتركة في الانتقال من نظام تلقيح إلى نظام بديل؟

ومن أجل معالجة هذه المسائل شيد بيردزلي وزملاؤه ٢٠٠٣ **Beardsley et al.** نموذجًا للتصنيف الجزيئي لأنواع من الإريثرانثي، مستخدمين دلالات الحمض النووي، ثم طابقوا على هذه الشجرة (استنادًا إلى منطق البرامج الحسابية المختزلة **The logic of parsimony and maximum-likelihood** وأقصى ترجيحات التصنيف التطوري للخواص) التحولات التطورية، وكذا التحولات التطورية المشتركة المحتملة لخصائص الصفات البديلة لكل من الزهور

والملقحات، وقد ظهرت الاستنتاجات التالية من تحليلاتهم المبين موجزها في الشكل (٤-١٠)؛ أولاً: نشأ التلقيح بواسطة الطيور الطنانة في حادثتين تطوريتين منفصلتين على الأقل في جنس الإريثرانثي؛ إحداها في السلف المشترك لحزمة مكونة من كل من الفيربيرانسي **M. verbenaceus**، والإستيووديا **M. eastwoodiae**، والـ **M. nelsonii**، والـ **M. rupestris**، ومرة أخرى مستقلة في سلف قريب للكارديناليس **M. cardinalis**. ثانيًا: تطابقت تمامًا الأصول التطورية المستنتجة لأنماط صفات عدة أزهار (الزهور الحمراء، وطول السداة والمدقات، والبتلات العلوية المنحنية إلى الخلف) على شجرة تصنيف الصفات مع الأصلين التطوريين للتلقيح بواسطة الطائر الطنان. ثالثًا، لم تتوافق إطلاقًا بعض صفات الأزهار الأخرى؛ مثل كمية الرحيق (الشكل٤-١٠)، ووجود أصباغ كاروتينويد **Carotenoid pigments** مقابل غيابها في بتلات تلك الزهور (غير موضح في الشكل)، مع تلقيح الطائر الطنان للأزهار على خريطة التصنيف.



شكل ٤ـ١٠

تحليلات خريطة التصنيف التطوري للخواص لعديد من الصفات الزهرية، مطابقة على التصنيف التطوري الجزيئي لنحو دستة أنواع من زهور القردة "ميمولاس". بعضها يلقح بالطيور الطنانة، ويلقح البعض الآخر بواسطة الحشرات (بيردسلي وزملاؤه ٢٠٠٣). لاحظ تطابق التصنيف التطوري في الشجرة بين الأصول التطورية المستنتجة للتلقيح بواسطة الطيور الطنانة والأصول التطورية للزهور الحمراء، والأسدية والمدقات الطويلة، والبتلات المنتصبة.

منحت أيضا هذه الاستنتاجات المبنية على أساس تصنيف الخواص بعض الرؤى الجديدة عن الأدوار التطورية المشتركة التي لعبتها زهور القردة وملقحاتها، وقد كان بعض من هذه الارتباطات متوقعا؛ فمن المعروف مثلاً أن الطيور الطنانة تفضل الزهور الحمـــراء بصفة عامـــة، ومن ثم فـــإن الارتباط التاريخي بين الزهور الحمراء وتلقيح الطيور لها لم يكن مفاجئًا، كما لم تكن العلاقة التصنيفية بين التلقيح بواسطة الطيور الطنانة وأجزاء الزهـــور الطويلة- حيث تلقيح المدقات والأسدية الطويلة في الزهور التي تساعد الطيور الطنانة في تلقيحها- بأهمية خاصة من أجل حمل حبوب اللقاح من المتك **Anthers** (جزء السداة الحامل لحبوب اللقاح) ووضعها بفعالية على المياسم، وعلى أية حال فقد كانت هناك أنماط أخرى من التصنيف التطوري غير متوقعة بصفة عامة؛ مثل الارتباط التصنيفي شبه الكامل بين التلقيح بواسطة الطيور الطنانة وحجم الرحيق، فكان محيرًا بكل تأكيد، ومن المعروف أن العصافير الطنانة تفضل في العادة الزهور التي تكافئها بمزيد من الرحيق (كغذاء)؛ ولذلك تجتذب- في أكثر الأحيان- النباتات التي طورت زهورًا مثقلة بالرحيق الطيور الطنانة. ولكن هناك نوعان من زهور القردة (إستوديا **M. eastwoodiae** وروبستيرز **M. rupestris**) التي تلقحها العصافير الطنانـــة؛ على الرغـــم من احتوائهمـــا على أقل كمية من الرحيق بين أزهـــار الميمولاس **Mimulus**.

وتفسر إحدى النظريات هذا الموقف كما يلي: قد تستغل هاتان الزهرتان (إستوديا وروبستيرز) الطيور الطنانة من خلال تلقي خدمات التلقيح دون أن تبذل الزهور أي جهد (من التمثيل الغذائي) لتحضير الرحيق، ويجب نظريًّا أن يكون هذا التكتيك الأناني (بدلاً من المنفعة المتبادلة) للنباتات، قد مُورس على مدى طويـــل، إذا كانت هذه الأنواع تمثل قرابة نادرة للأنواع (الأمينة) ذات الزهور الحمراء، التي تقدم رحيقًا وافرًا للطيور مكافـــأة لها، ومما يتمشى مع هذه الاحتماليـــة،

ندرة وجود هذين النوعين (إستوديا وروبستيرز) ووجودهما في أماكن جغرافية محدودة (وفي الواقع فقد تم التعرف على نوع إستوديا لوجوده في مجموعة ضئيلة فقط في جنوب المكسيك).

وبصفة عامة، تدل تحاليل تصنيف الخواص صفات التي أجراها بيردزلي وزملاؤه على أن كلاً من حزم الزهور التي تلقحها الطيور الطنانة (شكل ٤ - ١٠) تطورت في الأصل من نباتات سالفة، تلقّح بالحشرات، ولها مدقات وأسدية قصار، وبتلات عليا منتصبة، وكانت قليلة الرحيق نسبيًا، كذلك أظهرت تحاليل تصنيف الصفات هذه أن الانتقالات التطورية من التلقيح بالحشرات إلى التلقيح بواسطة العصافير الطنانة ارتبطت تاريخيًا بتغييرات محورية في الأحوال الزهرية، باستثناء جزئي واحد، وهو قلة كميات الرحيق التي يحتمل إما أن يكون تم الإبقاء عليها تطوريًا، وإما أن يكون تطورها قد أعيد في خطوط النسل التي أدت إلى كل من إستوديا وروبستيرز، والخلاصة أتوجه تصنيف الخواص المقارن يمكن أن يكمل الدراسات الإيكولوجية المعاصرة، من خلال إيضاح عمليات التطور المصاحبة لما حدث في الماضي.

التوالد العذري في السحالي، والأبراص، والثعابين

التوالد العذري **Parthenogenesis**، هو التوالد من خلال بويضات غير مخصبة، وبدون مشاركة من جينات الذكور ولا الحيوانات المنوية، وأصل الكلمة مأخوذ من كلمتين يونانيتين: **genesis** بمعنى إنتاج، و**parthenos** بمعنى عذراء، وفي التوالد العذري تنمو إحدى البويضات غير المختزلة التي يتماثل تكوين الكروموسومات فيها مع تلك التي في الأم وتتطور مباشرة إلى ذرية متماثلة جينيًا مع كل من الأم الفريدة وأي ذرية شقيقة منها، وفى العادة تتكون الأصناف التي تتبع هذا الأسلوب الاستنساخي في التوالد من الإناث فقط، وعلى الرغم مما يبدو

من غرابة طبيعته فإن التوالد العذري (أو طرق التوالد المشابهة) يوجد في أنواع مختلفة من الأسماك والبرمائيات، كما يظهر أيضا في ممثلين متفرقين من مجموعات الزواحف، التي تتراوح من سحالي ضمن عائلات لاسيرتيدا **Lacertidae** وزانتوسيدا **Xantusidae** وأجاميدا **Agamidae** إلى بعض الوزغات المعينين **geckos** "أو جيكونيدا **Gekkonidae**"، والحرباءات "كاميليونوس" **chameleons** والثعابين العمياء (ثيفولوبيدا **Thyphlopidae**)، وهناك أكثر من اثني عشر نوعًا معروفًا من السحالي كرباجية الذيل وحدها **Whiptaillizards** "**Teiidae**" تتوالد عذريًا.

وفي الحقيقة، لا تنطبق كلمة نوع **Species** بشكل مريح على الأصناف المتوالدة عذريًا؛ لأن هذه الكائنات لا تتوالد جنسيًا، ولا يتضمن تكاثرها ظاهرة عودة الاندماج الجيني الطبيعي، بناءً على ذلك يشار إلى كل صنف بصفته طرازًا أحيائيًا وحيد الجنس **Unisexual "Biotype**، وهناك معلومات وفيرة عن كيفية نشأة هذه الطرز الأحيائية.

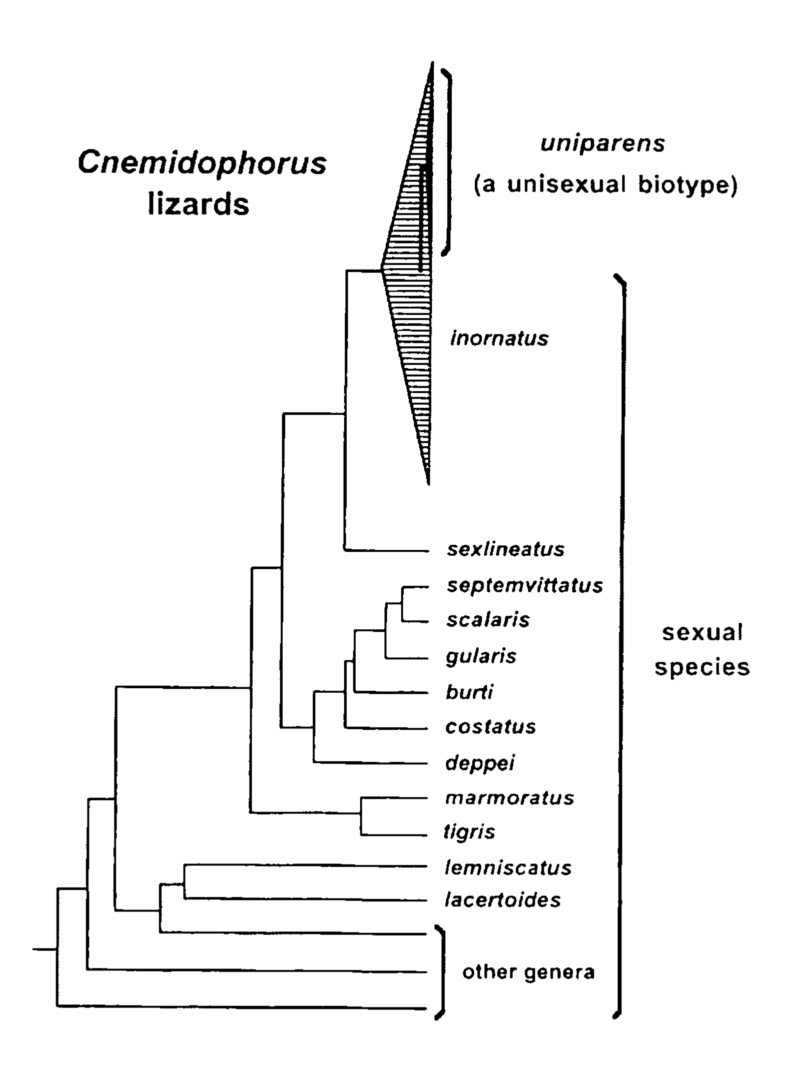
وللتوالد العذري في كل الحالات المعروفة في الفقاريات أصل تطوري من حادثة تهجين بين أنواع مرتبطة ببعضها جنسيًا. وعلى سبيل المثال نشأ الطراز الأحيائي وحيد الجنس سنيميدوفوراس يونيبارنس **Cnemidophorus uniparens** من تهجين بيني معين بين نوعيْن جنسييْن (من الأنواع ثنائية الجنس) من سحالي أمريكا الشمالية؛ الأب من نوع بورتي **C. burti** والأم من نوع إينورناتوس **C. inornatus**، والدلائل كالآتي: تضم كل العينات التي تم فحصها من يونيبارنس مجموعة كاملة من الكروموسومات (ومن ثم جينات النواة) من كل من "بورتي" و"إينورناتوس"، ولكنها تحمل نمطًا من جينات المايتوكوندريا موروثًا من أمهات إينورناتوس فقط.

وللطرز الأحيائية للمتوالدات عذريًا أهمية تصنيفية خاصة؛ لأسباب عدة؛ حيث يتعلق جزء كبير منها بالألغاز المحيطة بدوام الحالة التطورية، فإن التنوع الوراثي الفائق الطبيعي، الناتج من إعادة دمج الجينات **Recombinational genetic variation**

في الأنواع مزدوجة الجنس والذي يطرح نفسه مع كل جيل، أمر بالغ الأهمية للبقاء التطوري، ويكفل للكائنات نطاقا جمعيًا ووراثيًا كبيرا، يسمح لتكيف هذه الكائنات مع البيئات المتغيرة بالاستمرار، ولكن مدى هذا النطاق الجيني لا يكاد يذكر على الإطلاق في أي من خطوط نسل التوالد العذري؛ حيث إن جميع الأفراد متطابقون وراثيًا (باستثناء نادر لحدوث طفرات جديدة قد تتراكم مع الأجيال المتعاقبة من الأمهات وبناتهن المستنسخات).

بناءً على ذلك فإن الرؤية التقليدية ترى أن غياب إعادة دمج الجينات، يسبب قصر العمر التطوري لأي طراز حيوي أحادي الجنس، ومن الواضح أن التوالد العذري يحدث كثيرًا (كما يستدل من انتشاره التصنيفي الواسع). ولكن قليلاً ما يبقى على قيد الحياة لفترة طويلة، إذا صح هذا التكهن فمن شأن التناسل بالتوالد العذري في الأصناف الموجودة أن يميز فقط الأغصان الطرفية القصيرة في شجرة الحياة، وبعبارة أخرى: لم تستمر الحزم الموجودة من ذوات الجنس الواحد لفترة كافية لتشكيل أية أغصان ذات قيمة تصنيفية أو فروع أو جذوع.

وقد أجري عديد من الاختبارات العملية لفحص هذا التوقع التصنيفي، اعتمادًا- بشكل تقليدي- على التوجه الجزيئي الآتي: يستنتج أصل التهجين لكل طراز أحيائي أحادي الجنس باستخدام الدلالات الجينية من كل من الأنوية والمايتوكوندريا، كما ذكر سابقا، ثم يطابق كل ما يتم التعرف عليه من خط تناسلي أحادي التصنيف على التصنيف الأوسع للأنواع الجنسية ذات الصلة. ويمكن تقدير العلاقات التصنيفية ضمن الأنواع الجنسية من جينات الأنوية والمايتوكوندريا، ولكن يعتمد وضع الصنف أحادي الجنس داخل هذا الإطار التاريخي- عادة- على تسلسل جينات المايتوكوندريا؛ وذلك لأن جزيئات دنا المايتوكوندريا، بحكم وراثتها عن الأمهات، تمثل معيارًا قياسيًا لتقييم تصنيف كل إناث التوالد العذري وأسلافها الجنسيين، وفي واقع الأمر، وبالنسبة إلى الطرز الأحيائية للتوالد العذري التي تتكون من إناث فقط، فإن التصنيف الأمومي، في جوهره، هو ذاته نسب الكائن (بمعنى.. المسار الوراثي الوحيد الذي تجتازه كل الجينات).



شكل ٤ ـ ١١

تقدير التصنيف التطوري الجزيئي لسحالي ســنيميدوفوراس (ديــساور وكــول Dessauer and Cole 1989)، يبين هذا المنظور الس. يونيبــارنس منغمــسة بعمق في حزمة الس. إينورناتوس.

ويوضح الشكل (٤-١١) أحد هذه التحليــــلات التـصنيفيــة التــي تــضم إحــدى السحالــي المتــوالدة عذريـــــا، مــن ذوات الذيــــــل الكرباجـــــــي Whiptail (Cnemidophorus uniparens)، و١٢ نوعًــا قريبًــا مــن الجــنس التصنيفي نفسه. وجرى تقدير التصنيف الأوسع من بيانات جينات الأنويــة، وأمــا التحديد المنقح لموضع النمط الأحيائي أحادي الجنس فقــد اعتمــد علــى جينــات المايتوكوندريا، ومن الواضح تمامًا أن السي يونيبارنس C. uniparens نشأ حديثًا جدًا في التطور، كما يستدل من الملاحظات التالية: إنه يمثل فرعًــا واحــدًا ضئيلاً داخــل الحزمــة الأموميـــــة الأكبــر ســـي إينورانتــوس C. inornatus (الأنواع الجنسية التي تمثل سلفها الأمومي)؛ كما كانت الـــــC. inornatus ذاتهــا مغمورة بعمق داخل تصنيف سحالي السنميدوفورس Cnemidophorus.

بناءً على ذلك، فإن سي يونيبارنس أحدث كثيرًا من جــنس ســنميدوفورس، ويرجع منشؤه في الواقع إلى ما بعد تاريخ الانفصال التطوري (بضع عشرات من آلاف السنين على أكثر تقدير)، مما يميز الخط الأمومي للإينورانتوس عن الأنواع الأخرى الجنسية من سحالي السنميدوفورس.

تعد هذه الأنواع من أنماط تصنيف الخواص أنماطًا نموذجية؛ لما تم اكتشافه في الاختبارات الجزيئية المشابهة لأكثر من ٢٠ طرازًا أحيائيًا أحادية الجنس فــي مختلف مجموعات الفقاريات، وهناك مثل آخر من الزواحف؛ فقد وجد عن طريــق التحليل الجزيئي أن أحد أنواع الأبراص عذرية التوالــد الــشائعة فــي أســتراليا هيتيرونوشيا بينوي Heteronotia binoei لا يمثل سوى مجموعة تصنيفية فرعيــة صغيرة للذرية الأمومية المتنوعة لسلف مزدوج الجنس، مما يعني ضمنًا أن هــذا الطراز الأحيائي أحادي الجنس نشأ حديثًا في التطور (وربما فــي مجــرد موقــع جغرافي واحد في الجزء الغربي من القارة)، ومن بين كل الفقاريات أحادية الجنس الموجودة والتي فحصت حتى الآن ظهر أحد أقدم الأنواع الحيوية جيــدة التوثيــق،

ألا وهـــو الـــسمكة المكـــسيكية بيوسيليوبيـــسيس موناشـــا أوكـــسدنتاليس **Poeciliopsis monacha-occidentalis** التي قدر امتداد خط نسبها، باستخدام الأدلة الجزيئية، إلى نحو ٦٠٠٠٠ سنة مضت، ولكن من المنظور التطوري فـإن هـذا القدر من الوقت يعتبر مجرد أمسية وجيزة مضت.

وتعد بعض الطرز الأحيائية أحادية الجنس عادية وشائعة الانتـشار اليـوم، وعلى سبيل المثال ينتشر البرص هــ. بينيوي **H. binoei** على نطاق واسـع فـي أستراليا، وتنتشر أيضًا بعض سحالي سنميدوفورس أحادية الجنس فـي صـحاري جنوب غرب أمريكا، وعلى ذلك فإن بإمكان بعض الفقاريات أحادية الجنس تحقيق نجاح إيكولوجي كبير رغم طبيعة مستنسخاتها المعرضة للانقراض، ومـع ذلـك، أكدت تحاليل تصنيف الخواص الجزيئية، في كل حالة تقريبا، أنـه مهمـا كانـت الظروف الإيكولوجية مواتية وحسنة لأحد الطرز الأحيائية أحادية الجـنس فإنهـا سريعة الزوال.

تأخر الغرس

يتمثل أحد التحديات الدائمة في البيولوجيا التطوريـة فـي الثقـل النـسبي لتأثيرات الانتقاء الطبيعي ومحفزات/ معوقات تصنيف الصفات، في تحديد توزيـع سمات معينة بين الأنواع المعاصرة، وإحدى هذه السمات الإنجابية في الثدييات هي تأخر الغرس **Delayed implantation**، وهي الظاهرة التي يحدث فيها إيقاف نمـو الخلايا وتطورها بعد الزيجوت (بعد تخصيب البويضة) في الإناث الحوامل لفتـرة طويلة من الزمن قبل الغرس في جدار الرحم، قبل استئناف نمو الجنين وتطوره.

وتأخر الغرس حالة خاصة من توقف النمو الجنيني المؤقت (فتـرة البيـات الجنيني)، الذي يعرف بشكل عام على أنه أية آلية يتم بها تحقيـق وقـف مؤقـت لتطور الجنين.

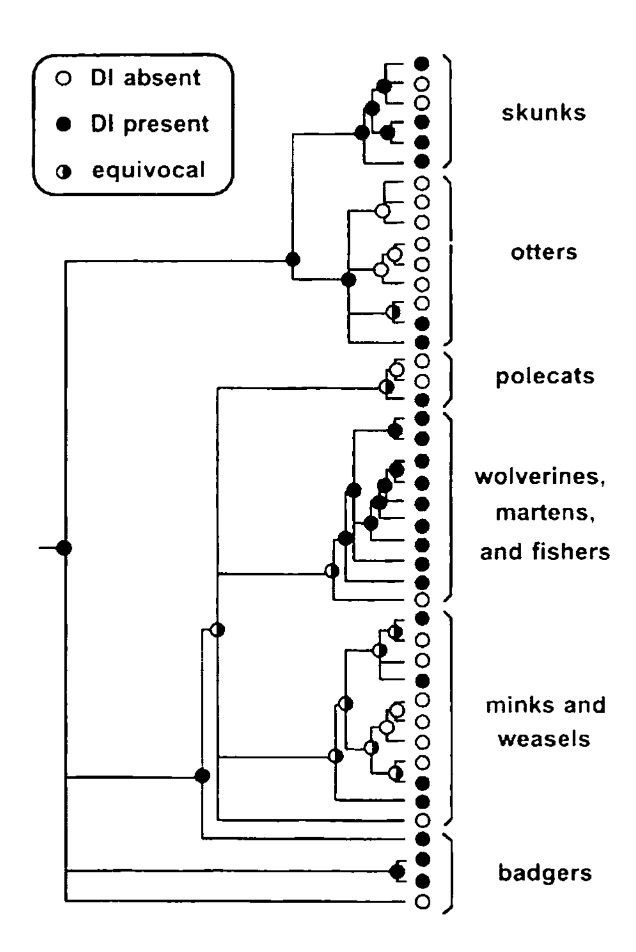
وتعد فترة البيات الجنيني إحدى إستراتيجيات تاريخ الحياة المنتشرة على نطاق واسع في مختلف الثدييات والطيور والأسماك والحشرات والنباتات، ولكنها غير مفهومة بوضوح، ويوحي التنوع الكبير لأنماط البيات الجنيني في العالم البيولوجي بأن هذه الظاهرة من التوقف الحياتي حدثت عدة مرات، وربما كان لها مزايا انتقائية قوية في بعض الظروف الإيكولوجية، كما يشير التوزيع المتفرق للبيات الجنيني عبر الأصناف الحيوانية، إلى احتمال تدخل إما قيود تصنيف الصفات، وإما الأحوال الإيكولوجية بشكل رئيسي في تحديد ملامح مكان حدوث الظاهرة الآن.



بادجر

وقد سُجل تأخر الغرس في الثدييات في أكثر من ٥٠ نوعا يمثلون سبع مراتب وعشر عائلات في التصنيف الأحيائي، وهو أمر شائع؛ خصوصا في الثدييات آكلة اللحوم من عائلات اليورسيدا Ursidae (الدببة)، والفوسيدا Phocidae والأوتاريدا Otariidae (الفقمة)، والمستليدا Mustelidae (ثعالب الماء "قضاعة" Otters، وابن عرس Weasels، والظرابين Skunks، والبادجر Badgers، وما شابهها)، ولهذه العائلة الأخيرة (مستليدا) أهمية خاصة؛ لأن تأخر الغرس متطور بصورة مرموقة في بعض أنواعها، ولكنه غائب في بعض الأنواع الأخرى. وأيضا بسبب افتراض أن عديدا من هذه الأنواع التي يظهر فيها تأخر الغرس (مثل قضاعة النهر في أمريكا الشمالية North American River Otter Lutra canadensis، والفقمة "stoat" Mustela erminea، والظربان الغربية المرقطة Western Spotted Skunk "Spilogale gracilis") على قرابة لصيقة بالأنواع التي لا يظهر فيها تأخر الغرس (قضاعة النهر الأوروبية "L. lutra" European River Otter وابن عرس M. nivalis، والظربان المرقط الشرقي Eastern Spotted Skunk "S. putorius" على التوالي).

ومن أجل مزيد من البحث في الأصول والتحولات التطورية بين وجود تأخر الغرس وغيابه في أنواع المستليدا، أجرى توم وزملاؤه Thom et al. (٢٠٠٤) اختبار تصنيف الخواص، مستخدمين شجرة تطور بناها بينيندا- إموندس وزملاؤه Bininda-Emonds et al. ١٩٩٩ في وقت سابق، وقد لخصت النتائج في الشكل (٤ – ١٢)، والتي توصل توم وزملاؤه من خلالها إلى الاستنتاجات التالية: تأخر الغرس صفة محتملة لشكلين مختلفين لسلف واحد "بليسيوفورميك" plesiomorphic بالنسبة لأنواع المستليدا السابقة. والتغيرات المتعددة للحالة، بين تأخر الغرس وعدم تأخر الغرس، أمر مطلوب لتفسير التوزيعات الحالية لهذه الصفات (انظر أيضا ليندنفورس وزملاءه Lindenfors et al. ٢٠٠٣)، وفي تقييم لاحق اكتشف توم وزملاؤه (٢٠٠٤) أن تأخر الغرس ينتشر أكثر وبشكل واضح في أنواع المستليدا التي تعيش في المناطق البعيدة عن خط الاستواء، وفي الأنواع التي تعيش لفترة أطول.



شكل ٤ ـ ١٢

إعادة هيكلة باستخدام أسلوب أقصى الاختزال لحالات صفة السلف للغرس المتأخر في ٤٣ نوعًا موجودين من عائلة الموستيليدى (توم وزملاؤه ٢٠٠٤).

ولهذين الاكتشافين الأخيرين أهمية خاصة؛ لما لهما من علاقة مع أحداث التكييف المرتبطة بتطور الغرس المتأخر، وتتمثل الفكرة الأساسية في أن الغرس المتأخر قد يعزز اللياقة الفردية تحت أي ظروف إيكولوجية، يفضل فيها الانتقاء الطبيعي الكائنات القادرة على حل الارتباط بين توقيت الجماع والولادة، وقد يساعد ذلك في تفسير ملاحظة انتشار الغرس المتأخر بشكل أكبر في الأنواع البعيدة عن خط الاستواء؛ لأن طول فترة الشتاء، وتزايد التباين بين فصول السنة في هذه المناطق (مقارنة بأنماط المناخ الأكثر استقرارًا بالقرب من خط الاستواء) قد يجعلان من الأفضل للإناث أن تجامع في أحد الفصول (الخريف مثلاً)، وتؤجل الولادة إلى فصل آخر بعيد (الربيع مثلاً)، الذي قد يكون أكثر ملاءمة لبقاء النسل على قيد الحياة، وباستخدام المنطق نفسه فيجوز تفسير العلاقة بين تأخر الغرس وطول العمر، على أساس أن الإناث في الأنواع طويلة العمر فقط، هي القادرة على تأخير الغرس، وبصفة عامة، يمكن أن يكون لتأخير الغرس ميزة كبرى في الظروف الإيكولوجية التي تختلف فيها الفترات المثلى للعثور على قرين متميز عن الفترات الملائمة للولادة.

هذا، وقد قدم ليندنفورس وزملاؤه **Lindenfors et al.** ٢٠٠٣ تفسيرًا تأقلميًا به قليل من الاختلاف، بشأن انتشار الغرس المتأخر؛ فبملاحظتهم أن ظاهرة الغرس المتأخر كانت تمثل حالة سلف المستليدا، ويبدو أنها فُقدت بشكل أوسع في الأنواع ذات حجم الجسم الضئيل، فقد اقترحوا أن فقد الغرس المتأخر تطوريًّا يتعلق أكثر بأعباء الإنجاب النسبية، بدلاً من التوقيت الموسمي للجماع أو الولادة في حد ذاتهما، وقامت حجتهم بشكل خاص على أساس عدم اختيار الغرس المتأخر في الأنواع الصغيرة التي يرجح فيها أن تمثل مدد الحمل الطويلة عبئًا إنجابيًّا باهظًا نسبيًا، ومن المعروف أن بعض العوامل تتناسب طرديًا مع صغر حجم الجسم؛ مثل الوفيات غير المتوقعة، وارتفاع معدل الإنجاب في العام، وقصر الأعمار، بناءً على ذلك يرجح أن تمثل هذه العوامل أعباءً إنجابية نسبية على الأنواع صغيرة الحجم في مقابل الأنواع الأكبر حجمًا.

وتميل كل هذه التفسيرات التأقلمية إلى إبراز الانتقاء الطبيعي، بصفته العامل الأساسي الأول في ظاهرة توقف نمو الجنين المؤقت في المستليدا، ولكنها لا تنفي احتمال وجود دور مؤثر للقوة الكامنة للتصنيف، كما قد يشير بذلك دوام وجود الغرس المتأخر (وعدم وجوده) عبر العقد المتتالية في أجزاء كثيرة من شجرة تصنيف المستليدا (شكل ٤-١٢)، وقد أدت هذه الاعتبارات بتوم وزملائه ٢٠٠٤ إلى استنتاج أنه على الرغم من قدرة العوامل الإيكولوجية على التنبؤ بانتشار الغرس المتأخر في المستليدا الموجودة، فمن المرجح أن تكون قيود التصنيف الجيني قد لعبت دورًا مهمًا هي الأخرى.

ولا يعدو الغرس المتأخر كونه مجرد أحد أمثلة صفات تاريخ الحياة التي أثبتت مدى هشاشتها النسبية في التطور، وقد تأرجحت إلى الخلف وإلى الأمام عبر أطر زمنية تصنيفية قصيرة، وتضم الأمثلة الأخرى المذكورة في هذا الكتاب التخصص في العائل في الحضانة الطفيلية في الطيور (انظر التخلص من البيض وترك الرعاية للآخرين)، وسلوكيات التعشيش (عش الطيور)، ونواحي حمل الأحياء في الزواحف (وضع البيض وحمل فقس بيض الأحياء)، وفي حمل الأسماك (المشيمات السمكية، والتنقل بين أشكال الحياة في يرقات اللافقاريات البحرية، الفصل الخامس: الحياة ثنائية الشكل في اليرقات البحرية)، ويدل هذا النمط من عدم الاستقرار التطوري، على أن الانتقاء الطبيعي كثيرا ما كانت له القوة القادرة على تشكيل كثير من تأقلمات تاريخ الحياة.

الفصل الخامس

المزيد من السلوكيات والحياة البيئية

لا شك في أنْ تتطور سلوكيات الكائنات مثل ما يحدث في صفاتها الجسدية، وبالفعل تتلازم المنظومة السلوكية للأنواع مع الصفات المورفولوجية إلى حد بعيد، حتى تصعب ملاحظة الفرق بين شكل الكائن العضوي ووظيفته؛ أي بين ماهية الكائن وما يفعله، ولعل التطور التأقلمي المشترك **Adaptive co-evolution** بين إيكولوجية سلوك النوع وصفاته العضوية، كان السبب في عدم رؤيتنا مثلاً لنمور نباتية أو ظباء مفترسة.

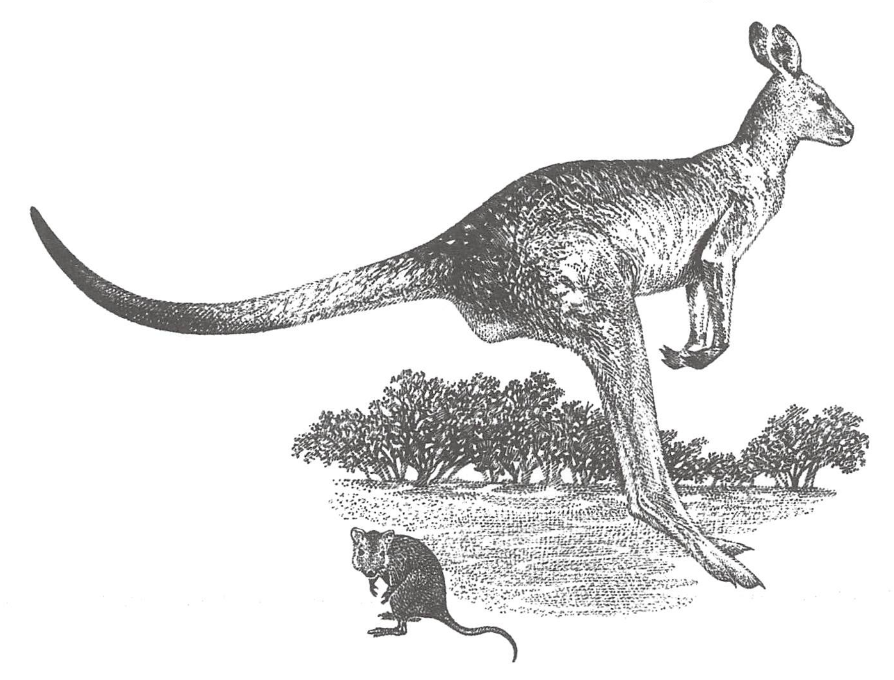
وكما أشرنا في الفصل الرابع، فيمكن إجراء تحليل تصنيف الصفات على السمات السلوكية ونمط الحياة، تماما مثل ما يمكن ذلك مع الصفات المورفولوجية، وسيقدم هذا الفصل أمثلة إضافية عديدة، تتراوح ما بين التحليلات التطورية للقفزة ثنائية الأرجل للكنجارو (الكنغر)، إلى تنظيم مجتمعات متعددة الأنواع من السحالي في جزر البحر الكاريبي، ومن كيفية اكتساب الأسماك المنتفخة القدرة على نفخ أجسامها على شكل كرات للوقاية من الافتراس، إلى كيفية شعور بكتيريا معينة بالمجال الأرضي المغناطيسي.

وقد تم إجراء تحليل تصنيف الصفات في دراسة معظم الحالات التالية، كما تم تطبيقه على السمات التشريحية المرتبطة بسلوكيات معينة، مما يعني أن الموضوعات المذكورة في هذا الفصل سوف تتداخل إلى حد ما مع تلك المشار إليها في الفصل الثاني.

قفزة الكانجارو (الكنغر) ثنائية الأرجل

عندما تسرع حيونات الكنغر وأقاربها من عائلة ماكروبوديدا **Macropodidae** فإنها تقفز على قدمين، وفي الواقع فإن القفز على قدمين أمر إلزامي للتنقل السريع عبر البلاد؛ لأن الأرجل الأمامية لهذه الحيوانات قصيرة

وضعيفة، على حين صممت أطرافها الخلفية الطويلة بكفاءة من أجل الـدفع بقـوة، وقد رافق الظهور التطوري للتحرك بالقفز بالقدمين عدة تغييرات أخرى في الصفات التشريحية العامة للماكروبوديدا؛ مثل خفض عدد أصابع الأرجل الخلفية (من خمسة إلى ثلاثة أو أربعة، مما يجعلها مشابهة لبنية الحافر)، وتضخيم الذيل من أجل حفظ التوازن والاستقرار، وقد بدأ هذا التحول التطوري من المشي على أربع إلى المشي بالقفز على رجلين منذ أكثر من ٥٠ مليون سنة مضت، عندما بدأ حيوان سـنجابي جرابي **Marsupial** (ذو جراب) مـشابه للأبوسـوم **possum-like marsupial** مـن عائلة فالانجريدا **Phalangeridae** وله ميل للمعيشة علـى الـشجر، فـي التوجـه تدريجيًّا إلى الحياة البرية على نحو متزايد، وتتميـز كـل أنـواع الماكروبوديـدا الموجودة في أستراليا اليوم بالقفزة ثنائية الأرجل، وتنقسم عائلة الماكروبوديدا تقليديًّا في التقسيم الأحيائي إلى عائلتين تحيتين (فرعيتيْن):

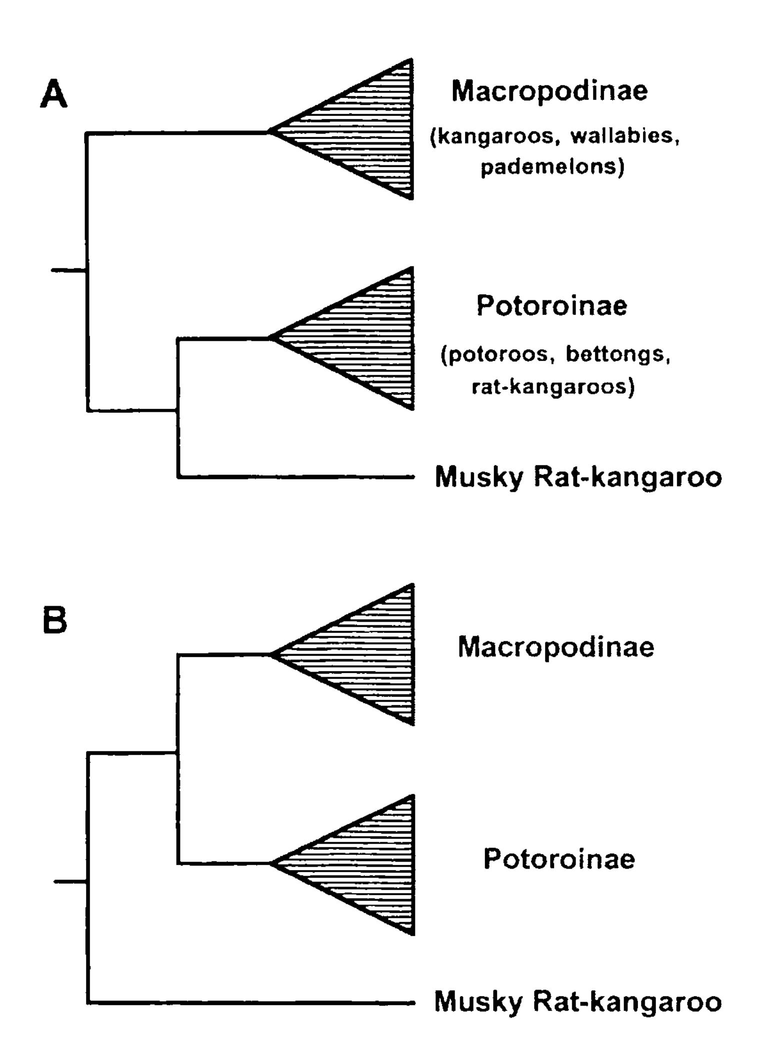


الكنغر الرمادي والكنغر الجرذي المسكي

الفرع الأول ماكروبودينا Macropodinae، ويضم ما يقرب من ٤٠ نوعًا من الكائنات؛ مثل حيوان الكنغر Kangaroos، والولب Wallabies، والباديميلونز Pademelons، والفرع الثاني البوتورونيا Potoroinae، وفيه ما يقرب من حوالي ١٠ أنواع من الكنغر الجرذي Rat-kangaroos، البوتوروس Potoroos، والبتونجز Bettongs.

ويوجد في مكان ما من حديقة الحيوانات التطورية هذه، الحيوان المُلغز الكنغر الجرذي المسكي Hypsiprymnodon moschatus Musky rat-kangaroo. يبدو هذا الحيوان ظاهريًّا وكأنه ماكروبوديد (كنغر) Macropodid صغير، لكنه يحب تسلق الأشجار والفروع المتساقطة، وعندما يجري فإنه يجري على أربع، ومن ناحية صفات تشريحية أخرى عديدة فإن هذا الحيوان من ذوي الأربع يعد الحلقة الوسيطة بين السلف المفترض المشابه للأبوسوم، للماكروبوديدا، والحيوانات الأخرى الحديثة التي تقفز على قدمين؛ فأين يقع يا ترى في شجرة تطور الجرابيات (Marsupial)؟

لقد اعتاد خبراء التصنيف تقليديًّا، مستندين إلى بعض التفاصيل التشريحية، على اعتبار الكنغر الجرذي المسكي صنفًا شقيقًا للبوتورونيا Potoroinae (الكنغر الصغير)؛ كما هو موضح في المنظور A من الشكل (٥-١). إذا كان الأمر كذلك فإن هذا يعني إما أن خاصية ثنائية الأرجل تطورت مرتين داخل عائلة الماكروبوديدا (مرة واحدة في كل من أسلاف الماكروبودينا والبوتورونيا)، وإما أن ثنائية الأرجل تطورت مرة واحدة فقط عند قاعدة شجرة تطور الماكروبوديدا، وأن استخدام الأرجل الأربعة استعيد في خط تناسل الكنغر الجرذي المسكي H. moschatus.



الشكل ٥ ـ ١

فرضيتان بديلتان للموقـــع التـصنيفي التطـوري للكنغــر الجــرذي المــسكي (بيرك وزملاؤه ١٩٩٨)، ويبدو أن الدلائل الجزينية الحديثة تؤيد السيناريو B.

وقد رسمت بيانات التحليل الجزيئي الحديثة صورة تصنيفية مختلفة؛ حيث صُنف الكنغر الجرذي المسكي، وفقًا لتحليلات تسلسل دنا المايتوكوندريا، على أنه شقيق الماكروبوديدا، وقد انفصل مبدئيًا عن سلالة الماكروبوديدا الأولية، منذ حوالي ٤٥ مليون سنة مضت، أو منذ حوالي ١٥ مليون سنة قبل انفصال أسلاف ماكروبودينا والبوتورونيا، ويشير هذا الترتيب المنقح للتصنيف (المنظور ب من الشكل ٥- ١) إلى أن نشأة القفز باستخدام الرجلين حدثت مرة واحدة فقط في تطور الماكروبوديدا، وأنه لم يحدث استرجاع تطوري لرباعية الأرجل (على الأقل بين خطوط نسل الجرابيات الباقية على قيد الحياة حتى اليوم)، كما أدى التميز التصنيفي للموسكاتوس (الكنغر الجرذي المسكي) إلى مطالبة البعض بوضع هذا النوع في عائلته التصنيفية الخاصة به هيبسيبريمنودونتيدا **Hypsiprymnodontidae**.

ولهذا السيناريو التصنيفي الجديد تشعبات أخرى؛ فهو يساعد مثلاً على جعل الأمر منطقيًّا بشأن ملاحظة أن عديدًا من الصفات البعيدة عن الجمجمة للموسكاتوس (الكنغر الجرذي المسكي)، يحتل مكانًا وسطًا بين السلف الذي يشبه البيسوم للماكروبوديدا، وتلك الحيوانات المستحدثة من ذوات القفزات ثنائية الأرجل؛ وقد اتضحت أيضًا بعض الصفات التشريحية الخاصة بكل منهما؛ فعلى سبيل المثال يوجد لدى الكنغر الجرذي المسكي معدة بسيطة تشبه تلك التي للجرابيات **Phalangerid** في أستراليا، ولكنها على النقيض لا تشبه المعدة الأمامية المعقدة (ذات التعديلات الخاصة لهضم السليلوز) للكنغر والأنواع الأخرى من جنس الماكروبوديدا، وهذا يشير إلى أن المعدة البسيطة هي حالة السلف الأول؛ بحيث تصبح المعدة المستحدثة المعقدة من الصفات هي التي تحدد تصنيف الكنغر (الماكروبوديدا)، وهناك صفة مستحدثة أخرى تجمع بين (الماكروبوديدا) الحقيقية، وهي مسألة إنجاب المولود الواحد؛ فبعكس عادة الموسكاتوس (الكنغر الجرذي المسكي) الذي يلد التوائم (والجرابيات الأخرى التي تلد عدة صغار)، تلد (الماكروبوديدا) كلها مولودًا واحدًا فقط في المرة الواحدة.

ولا يملك العلماء سوى التكهن فقط بشأن تحديد تسلسل التحديات البيئية التي أدت إلى تطور استخدام الرجلين الفريد من استخدام الأربع في الكنغر (الماكروبوديدا) الأسترالي منذ نحو ٥٠ مليون سنة مضت. فربما تكيفت القفزة ثنائية الأرجل على نحو متزايد مع بداية نزوح الحيوان السابق على الماكروبوديدا من أراضي الغابات المطيرة إلى أراضي السافانا المفتوحة. التي أصبحت أكثر وضوحا خلال بداية جفاف القارة الأسترالية، ومن هذا المنظور يكون الموسكانوس قد احتفظ ببساطة بمجموعة من صفات السلف التي جعلته متكيفا مع معيشته المفضلة في الغابات المطيرة.

وهناك سؤال آخر مثير للاهتمام، وهو: لماذا أصبحت القفزة ثنائية الأرجل الوسيلة المفضلة للتنقل السريع في الثدييات الأسترالية، بينما تطور الركض إلى استخدام القوائم الأربعة (رمْح أو تربيع) في العديد من الثدييات المشيمية في أماكن أخرى من العالم كالخيول والظباء؟ ولعله كانت هناك جوانب تشريحية معينة لأقدام السلف المشابه للأبوسوم، ساعدت أو قيدت تطور النهج ثنائي الأرجل في الماكروبوديدا بدلاً من الأسلوب الرباعي (مارشال Marshall ، ١٩٧٤)، أو ربما كان هناك قصور في تطور الأقدام الأمامية للجرابيات نتيجة حركة حديثي الولادة وزحفهم داخل الأجربة (زالي Szalay، ١٩٩٤)، وعلى عكس نمو الطفل المشيمي الذي حفظ وروعي بأمان داخل رحم أمه، يجب على الجرابيات، حديثة الولادة استخدام أطرافها الصغيرة وكفوفها بمهارة للإمساك بما حولها، وتتلمس طريقها من قناة الولادة إلى الحقيبة الجرابية؛ حيث تستكمل نموها المبكر.

القدرة على الطيران في الثدييات المجنحة

تبدو تصنيفات الخواص الجزيئية أكثر ما يكون إثارة عندما يمكن أن تفيد في الحكم والفصل في حالة وجود اختلافات بين ما يبدو من تعارض في الخطوط المورفولوجية أو دلائل علاقات تاريخية أخرى، وقد بدأ أحد هذه النزاعات

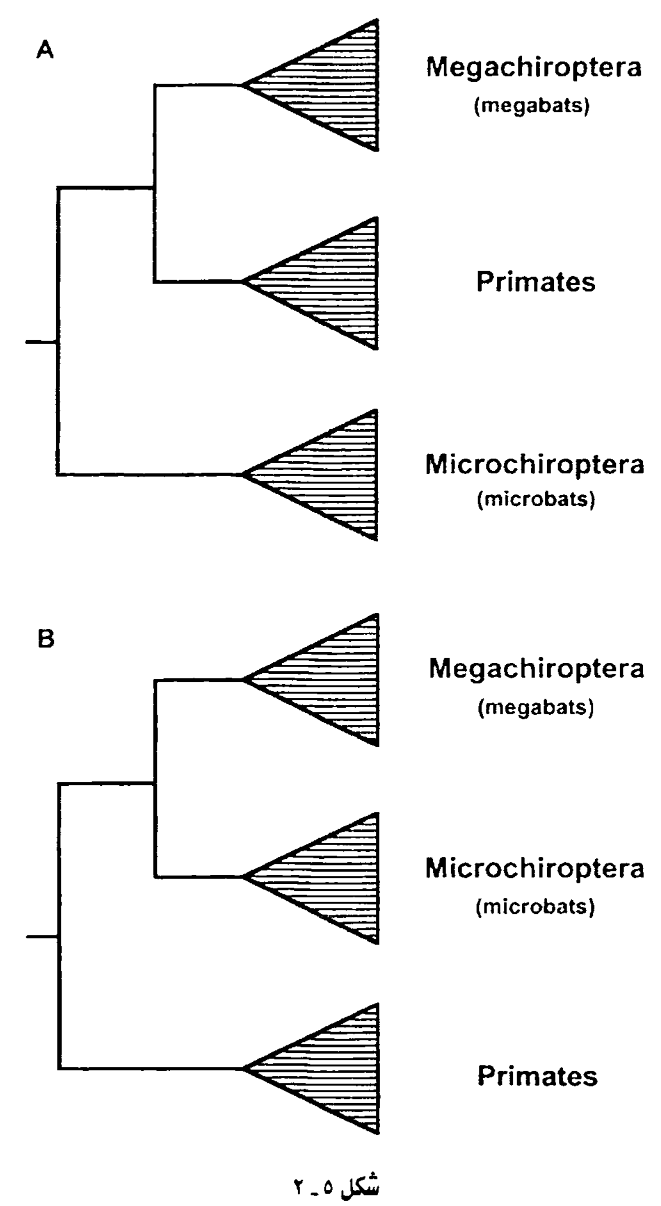
التصنيفية في منتصف الثمانينيات عندما نشر جون بيتيجرو **John Pettigrew** تقريرًا موثقًا في مجلة "ساينس" العلمية المرموقة، عما لم يكن محل تساؤل من قبل بشأن أوجه التشابه الفسيولوجية الكهربية والعصبيـــة بين خفافيش الفاكهـــة (رتبة تحتية ميجاكايروبتيرا **Megachiroptera** أو "الخفافيش الضخمة" **Mega-bats**)، وبين بعـــض الحيوانات من رتبـــة الرئيسيـــات (التي تتضمن الليمـــور **Lemurs**، واللوريسات **Lorises**"، والرسغيات **Tarsiers**، والقرود، والقردة العليا)، وكان هناك تشابه ملحوظ بين بعض الملامح العصبية التشريحية، وخاصة تلك التي تربط شبكية العين بالدماغ المتوسط، بين ممثلي هاتيـــن المجمـــوعتيْن التصنيفيتيْن، ولكن اختلفت التفاصيل الرئيسية عن نمط سلفها المفترض، الذي يوجد في معظم الثدييـــات الأخـــرى بما فـــي ذلك رتبـــة الميكروكايروبتيـــرا **Microchiroptera** (الخفافيش الليلية التقليدية أو "الخفافيش الصغيرة").



خفاش الفواكه "والبرج"

وقد فسر بيتيجرو هذه الملاحظات على أنها أدلة قوية على أن للخفافيش الضخمة والحيوانات الرئيسة ارتباطًا تصنيفيًّا قويًا، أقوى من الارتباط التطوري بين الخفافيش الضخمة والخفافيش الصغيرة (كما هو موجز في المنظور A من الشكل ٥ - ٢).

انطلق هذا الاقتراح الاستفزازي، الذي أصبح يعرف بعد ذلك باسم فرضية الرئيسات الطائرة للخفافيش الضخمة، مباشرة في مواجهة الرؤية التقليدية التي اعتبرت أن الخفافيش الضخمة والخفافيش الصغرى (الكايروبتيرا **Chiroptera** التقليدية) هما أقرب الأقارب لبعضهما البعض، وأن الحيوانات الرئيسة أبعد كثيرًا في التصنيف (المنظور B في شكل ٥-٢)، وقد تبع ذلك موجة من الأنشطة التقييمية، بما في ذلك إعادة اختبارات التصنيف على أساس تسلسل الدنا في مجموعة متنوعة من جينات المايتوكوندريا والأنوية. وكان السبب في جذب هذا الموضوع لكثير من الاهتمام، هو أن معظم التقيميين السابقين افترضوا أن القدرة على الطيران نشأت مرة واحدة فقط عبر تطور الثدييات (في الجد المشترك لفصيلة الكايروبتيرا (الخفافيش أحادية التصنيف)، وأنه إذا صحت فرضية بيتيجرو فتكون القدرة على الطيران قد نشأت في إحدى المراحل في صفوف الخفافيش الصغيرة، ومرة أخرى بشكل مستقل، في مجموعة فرعية من الخفافيش الضخمة المنحدرة من سلف بعض الحيوانات الرئيسة؛ ولهذا السبب يطلق أيضًا على سيناريو الرئيسات الطائرة، نظرية الأصل المزدوج؛ لقدرة الثدييات على الطيران.



شكل ٥ ـ ٢

فرضيتان بديلتان بشأن علاقات التصنيف التطوري بين الخفافيش والحيوانات الرئيسة، وقد أيدت الدلائل الجزيئية الحديثة بعض جوانب السيناريو (B).

استنادا إلى الدلائل المورفولوجية والسلوكية الأخرى فليس من السهل إنكار نظرية التصنيف ثنائية الأصل. وبصرف النظر عن القدرة على الطيران والأجهزة المرتبطة به (مثل التعديل الكبير للأطراف الأمامية، وطيات الأغشية الجلدية التي تمتد بين أيدي الخفافيش وأذرعها إلى الجسم والطرفين الخلفيين)، فيبدو ظاهريًا أن الميجاكايروبتيــرا "الخفافيش الضخمة" والميكروكايروبتيرا "الخفافيــش الصغيرة" مختلفان تماما، وعلى سبيل المثال، فإن بإمكان عديد من الخفافيش الصغيرة (التي يوجد منها ما يقرب من ١٠٠٠ نوع) تخفيض درجة حرارة أجسامها وتدخل في سبات لفترات طويلة، على حين أن الخفافيش الضخمة تنقصها هذه القدرة الفسيولوجية؛ وعلاوة على ذلك فإن الخفافيش الصغيرة في معظمها صغيرة الحجم، وآكلة للحشرات أثناء الليل، وتستخدم صدى الموجات فوق الصوتية لتجنب العوائق والتقاط الفرائس، على حين أن الخفافيش الضخمة كبيرة الحجم ونهارية، وتستخدم أبصارها لتتغذى على الفاكهة.

بناءً على ذلك، ووفقًا لفرضية التصنيف الثنائي تعد القدرة على الطيران بخفق الأجنحة في كل من الخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة مثالاً للتطور التقاربي المدهش بدلا من كونها مؤشرًا على أصل مشترك، وتستمر الحجة بأنه من الواضح أن تكون القدرة على الطيران نوعا من التأقلم المتقدم؛ ولذلك فمن المعقول افتراض أن الخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة طورت هذه القدرة السلوكية الرائعة بشكل مستقل، وعلى النقيض من ذلك، وفي ظل فرضية أحادية التصنيف للكايروبتيرا فإن القدرة على الطيران هي بنية شكلية عضوية صالحة للخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة على حد سواء؛ لذا فإن أي تطور تقاربي واضح يجب أن يكون في المسارات العصبية والبصرية التي تمتلكها كل من الخفافيش الضخمة والرئيسات، كذلك يمكن أن يكون الإبصار الحاد تطورًا تأقلميًا متقدمًا، وفي ظل هذه الرؤية، فلعل كلاً من الخفافيش الضخمة والرئيسات قد تعرض إلى ضغــوط انتقائيــة أفرزت بشكل مستقل مثل تلك المسارات العصبية التشريحية للإبصار المدهش.

ومن المرجح اكتشاف حقيقة العلاقات التاريخية الحقيقية بين الخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة الرئيسة، ومن ثم معرفة ما إذا كان حدث تطور متقارب فيما يتعلق بأي من القدرة على الطيران، أو حدة البصر من خلال دليل مستقل وآمن فقط (لا يرتبط مباشرة بالقدرة على الطيران أو حدة البصر). وقد ظهر هذا الدليل التصنيفي من البيانات الجزيئية، وعلى سبيل المثال قارن بيلي وزملاؤه **Bailey et at.** (١٩٩٢) تسلسل الجين النووي للجلوبين، ووجدوا أن ٣٩ من تبديلات الأحماض النووية (النوكليوتيدات) مشتركة بشكل متفرد في كل ما جرى اختباره من أنواع الخفافيش الضخمة والأنواع الصغيرة، بينما لم تتشارك الخفافيش الضخمة والثدييات الرئيسة إلا في ثلاثة فقط من هذه التغييرات.

كما ظهر أيضا ما يدعم التصنيف الأحادي للخفافيش من مقارنات تسلسل عدة جينات أخرى من الأنوية والمايتوكوندريا، وفي الواقع تشير بعض الدراسات الجزيئية إلى أن الخفافيش الصغيرة هي تصنيف مواز **Paraphyletic** بالنسبة للخفافيش الضخمة: مما يعني أن هذه الأخيرة ليست سوى منظومة تصنيفية فرعية للحزمة الأكبر التي تجمع كلاً من الخفافيش الضخمة والخفافيش الصغيرة (وربما يعني أيضا أن تحديد الموقع باستخدام صدى الصوت في الخفافيش الضخمة فُقِد بشكل ثانوي في مرحلة ما)، وهكذا، في ضوء الدلائل الجزيئية المتاحة حاليًّا، رفضت فرضية الرئيسات الطائرة لصالح التصنيف الأحادي كأصل للقدرة على الطيران في الثدييات.

الاستشعار المغناطيسي في البكتيريا

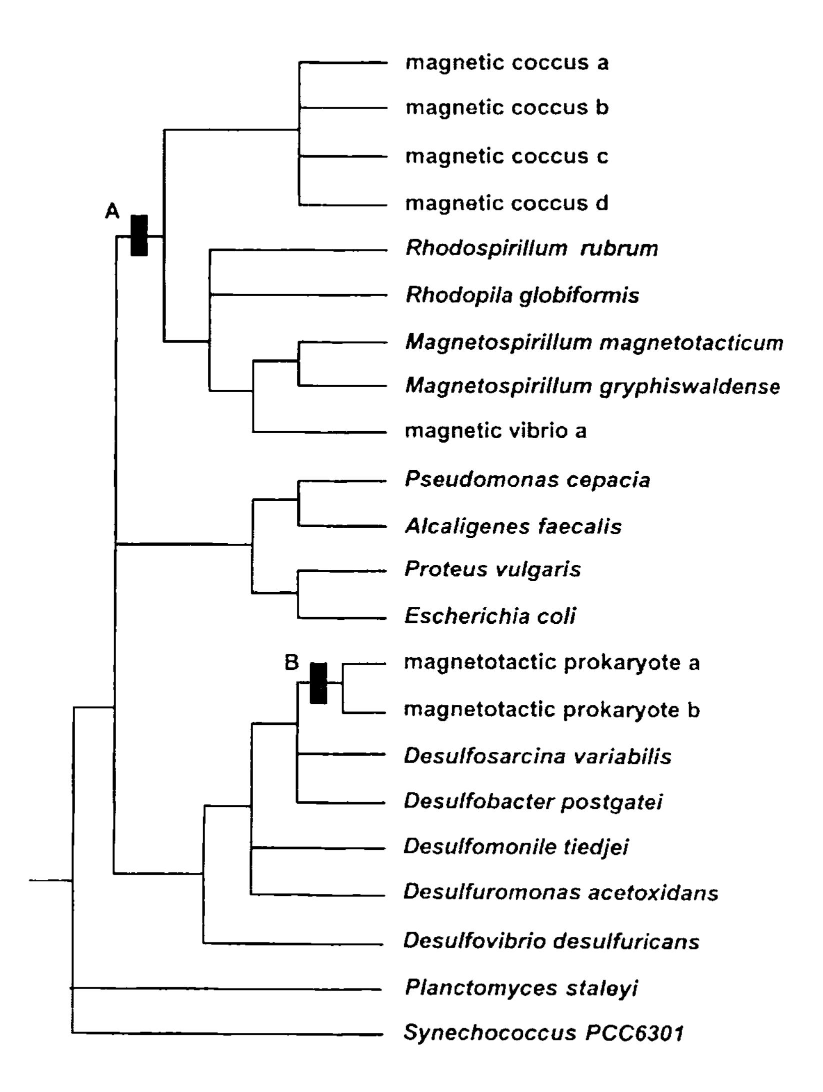
لدى بعض أنواع البكتيريا بوصلة داخلية مدمجة تساعدها على معرفة الاتجاهات في مجال الأرض المغناطيسي أثناء سباحتها، وتتكون الأجزاء الفاعلة في هذه البوصلة المغناطيسية من أجسام صغيرة مغناطيسية "ماجنيتوسومات"

Magnetosomes – جزيئات غنية بالحديد ومغطاة بأغشية– وتكوّن مغناطيسا ثنائي الأقطاب داخل الخلية البكتيرية، وباعتيارها جهازًا للإحساس، فإن البوصلة الداخلية تتيح للخلية البكتيرية قدرة كبيرة على التعرف والحفاظ على مكانها المادي بالنسبة للاختلافات الكيميائية وغير ذلك مما يمكن أن يحدث في البيئة المحيطة بها، وقد يكون مهمًا لبقائها.

وتتألف معظم الأجسام الصغيرة المغناطيسية في البكتيريا ذات الطبيعة المغناطيسية من مركب أكسيد الحديد (Fe3O4)، وتشكل مركبات كبريتيد الحديد (Fe3S4) أو (FeS2) جزيئات الأجسام الصغيرة المغناطيسية في بعض الأصناف القليلة التي اكتشفت مؤخرًا في بيئات المياه المالحة الكبريتيدية، وعلى الرغم من إمكان العثورعلى أنماط البكتيريا التي تحتوي على أي من أكسيد الحديد، أو كبريتيد الحديد في بعض الأحيان، في المناطق العامة نفسها، فيبدو أن هناك اختلافًا في المحيط الكيميائي الدقيق لها (من حيث تركيز الأوكسجين والكبريتيد على سبيل المثال)، ومن المحتمل جدًا أن تلك الأجسام المغناطيسية الصغيرة تلعب دورًا مفتاحيًا في مساعدة البكتيريا في التجول من أجل توطين أنفسها بشكل صحيح في البيئة المناسبة.

ويشكل الاستشعار المغناطيسي تأقلمًا مدهشًا، ولكن هل نشأ لمجرد مرة واحدة، أم أنه ظهر في مناسبات متعددة عبر مسيرة تطوير البكيتريا؟ أجاب عن هذا السؤال ديلونج وزملاؤه DeLong (١٩٩٣) من خلال تحليل حديث درسوا فيه النسق التطوري بصفة مبدئية لكل من أكسيد الحديد وكبريتيد الحديد في الماجنيتوسومات في البكتيريا، وكانت الخلفية الأساسية لتجربة تصنيف الخواص هذه هي تقدير التصنيف الأحيائي للبكتيريا، المبني على أساس تسلسل النوكليوتيدات لجين بطيء التطور مسئول عن ترميز الوحدات الفرعية الصغيرة لرنا الريبوزومات (عنصر رئيس

من عناصر جهاز الخلية الذي يترجم الأحماض النووية إلى بروتينات)، وبناءً على تحليلهم (الشكل ٥-٣)، استنتج الباحثون أن تصنيف الظاهرة المغناطيسية في البكتيريا ربما كان له ما لا يقل عن اثنين من الأصول التطورية القديمة المستقلة، يقع أحدهما في التقسيم الفرعي لما يسمى بالقسم الفرعي "ألفا" للبكتيريا الأولية **Proteobacteria**، ويقع الآخر ضمن القسم "دلتا"؛ علاوة على ذلك فيبدو أن هذه التكوينات الجينية المنفصلة تتطابق بدقة مع التفرقة بين أكسيد الحديد وكبريتيد الحديد في الأجسام المغناطيسية الصغيرة في البكتيريا (الماجنيتوسوم)، ويبدو أن لهذه النتائج التصنيفية ثقلاً منطقيًا كبيرًا لأنه على الأرجح يمثل الأساس البيوكيميائي المعدني في تشكيل الماجنيتوسوم، والذي يختلف اختلافًا جوهريًا في تكوين أنواع أكسيد الحديد وكبريتيد الحديد في أنواع البكتيريا.



الشكل ٥ ـ ٣

تصنيف تطوري جزيئي لتسلسلات دنا الرايبوسومات باستخدام أسلوب أقصى الاختزال الحسابي، للبكتيريا الممثلة، بما يوثق بصفة مبدئية للأصول التطورية المستقلة لخاصية الاستشعار المغناطيسي لكل من أكيسد الحديد A، وكبريتيد الحديد B (معدل من ديلونج وزملائه ١٩٩٣)

وللفائدة المستخلصة من هذه الدراسة شقان: أولاً: يمكن التوسع في استخدام تحليلات تصنيف الخواص حتى الوصول إلى أصغر سكان كوكب الأرض (البكتيريا)، ثانيا: حتى المخلوقات البسيطة كالبكتيريا تتسم بإبداع جيني ملحوظ، كما هو موضح في هذه الحالة؛ حيث نجحت من خلال التطور التقاربي في التوصل إلى حلول تبدو مشابهة من الناحية السلوكية ولكنها مختلفة كيميائيًا لهذه المهمة المعقدة من تحديد موقعها باستخدام المغناطيسية الأرضية.

أصول الحيتانيات[١] (الحوتيات)

عندما تبدأ الكائنات في الانتقال التطوري- بشكل خاص- إلى مجالات إيكولوجية شديدة الاختلاف، أو نمط حياتي مختلف، فإن إعادة تشكيل البنية التشريحية والفسيولوجية والسلوكية يمكن أن يكون من الشدة بحيث يخفي أصولها في النشوء والتطور والانتماءات، وهذا هو الحال بالنسبة للحيتان وخنازير البحر وما شابههما (رتبة الحيتان Cetacea)، وقد أدرك علماء الأحياء منذ فترة طويلة أن الحيتان التي تعيش في المحيطات انحدرت من أسلاف برية، منذ حوالي ٥٠ مليون سنة، أما طبيعة ذلك السلف، وأي خطوط النسل أقرب إلى الحيتان الموجودة، فذلك يعد من بين أكثر أسرار التطور إلحاحا.

وينشأ التحدي أمام فهم علاقات القرابة في تصنيف الحيتان بدرجة كبيرة، من إعادة التنظيم الشامل لتركيب الجسم الذي صاحب الانتقال إلى الحياة في البيئة المائية بالكامل، وعلى سبيل المثال تنفرد الحيتان الحالية من بين الثدييات الحية بعدم وجود أطراف خلفية (مع استثناء وجود زوج من بقايا داخلية لما يشبه

---

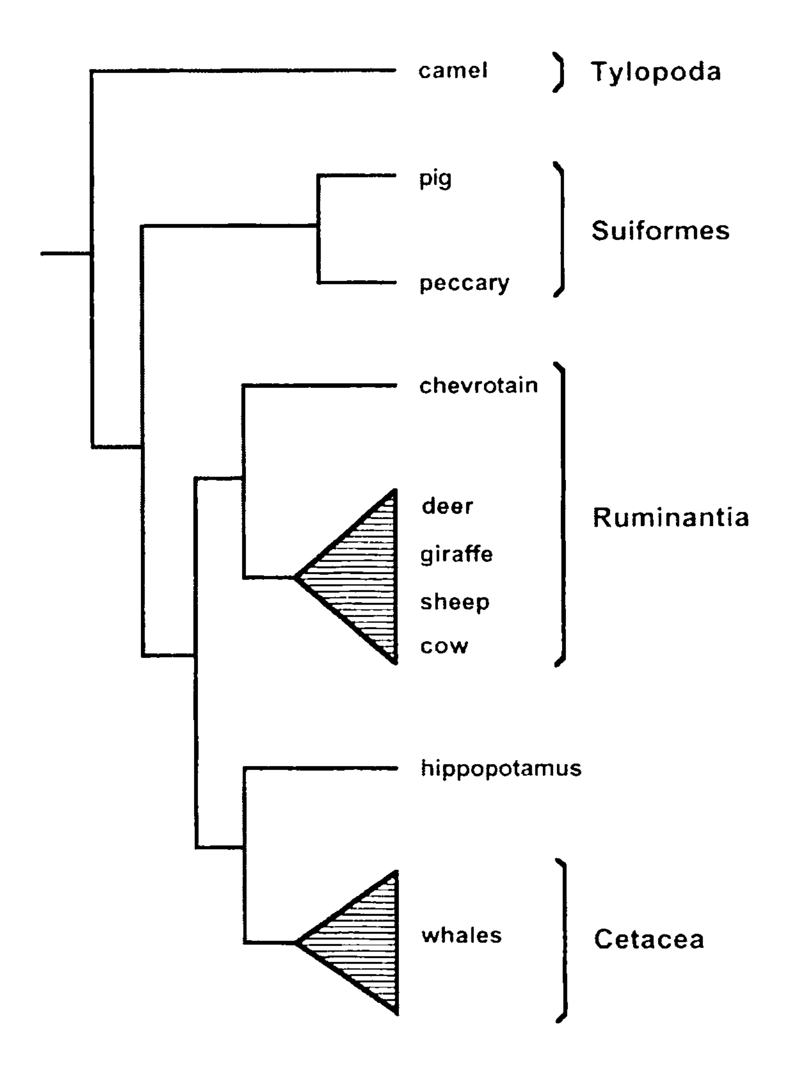
(١) تشمل الحيتان والدلافين وخنازير البحر، ويأتي مصطلح الحوتيات من Ketos اليونانية ومعناها: "وحش البحر"، ومنها حيتان البالين والحيتان ذات الأسنان.

العصبي)، وتشمل التكيفات التطورية الأخرى للحياة في المياه البحرية المفتوحة تحول شكل الجسم الخارجي إلى شكل مغزلي مثل الأسماك، وقصر الرقبة وتداخلها في الجمجمة، وصغر حزام الحوض **Pelvic girdle** وفقرات إضافية، وفتحات أنفية تفتح في أعلى الرأس (حيث تشكل فتحات لنفخ الهواء للتنفس)، وفي الواقع فقد لعب الانتقاء الطبيعي لنمط الحياة المائية دورًا مثل ممحاة تاريخية عملاقة. طمست الكثير من الدلائل المورفولوجية والفسيولوجية والسلوكية التي كان يمكن أن تساعد في إلقاء الضوء على تصنيف الحيتان.

ومع ذلك، تمكن علماء التصنيف منذ أكثر من قرن من الزمان من خلال دراسة التفاصيل التشريحية والحفريات من تقليص قوائم ذوات القربى تدريجيًا، وكان الاستنتاج- شبه الجماعي- أن الأقربين للحيتان هم ذوات الظلف (الثدييات ذوات الظلف المشقوق)، وقد ترك ذلك مجالاً واسعًا للتخمينات؛ وذلك لأن ذوات الظلف تضم أنواعًا شتى متنوعة للغاية، وقد تم تقسيمها في كثير من الأحيان إلى عدة رتب تصنيفية مميزة، وتشمل النماذج الموجودة مزدوجات الأصابع **Artiodactyla** (الأنواع التي لها أصابع وظيفية خلفية مزدوجة العدد)، أو ذات الظلف المشقوق، وتتراوح من الخنازير وأفراس النهر إلى الماشية، والغزلان، والجمال)، ومفردات الأصابع **Perissodactyla** (وتشمل نماذج فردية الأصابع؛ مثل الخيول، والتابير، ووحيد القرن، والتي تحمل أوزانها على أصبع القدم الأوسط) والبروبوسيدا **Proboscidea** (الفيلة)، ومجموعات أخرى، وقد هذبت تحليلات التصنيف الجيني الإضافية، المعتمدة على البيانات الجزيئية، قائمة الأقارب المحتملين، وأظهرت بشكل مقنع أن أقرب الأنواع الحية للحيتان في الواقع هم من بين مزدوجات الأصابع.

ولكن هذا ترك مجالاً واسعًا للتخمينات بشأن التصنيف، لأن مزدوجات الأصابع أنفسها تشكل مجموعة كبيرة متنوعة للغاية، وتنقسم تقليديًا إلى مجموعات

عدة كبيرة (في الترتيب الأحيائي إلى أصناف ورتب وعــائلات)، والمجموعــات الرئيسية الثلاث بين النماذج الموجودة هي كما يلي: الحيوانات المجترة "رومينانتيا" **Ruminantia** (الحيوانات المجترة التي لها كرش (معدة) تسكنها بكتيريــا تهــضم المواد النباتية)، وتشمل ٣٤ نوعا من الأيائل **deer** (ســيرفيدا **Cervidae**)، و ١٤٠ نوعًا من الماعز والأغنام والغزلان والأبقار ومــا شــابهها (بوفيــدا **Bovidae**)، والظباء ذوات القــرون الــشوكية (أنتيلوكابريــدا **Antilocapridae**)، والــزراف و"أوكابي" (جيرافيدا **Giraffidae**)، وأيائل الــ"موس" (تراجيوليــدا **Tragulidae**). وغيرها من ذوات الخف (تيلوبودا **Tylopoda**)، بما فــي ذلــك الجمــال واللامــا (الحيوانات "شبه المجترة" التي تمارس شكلاً مختلفًا من الاجتــرار مــن الناحيــة الفسيولوجية)، وعائلة السيفورمز **Suiformes** غير المجترة بما في ذلك الخنــازير والبكاريز، وقد شملت معظم البحوث المنهجية الأخيرة علــى هــذه المجموعــات ترتيب علاقات التصنيف الجزيئي لمختلف الأصناف. مع إعطاء اهتمــام خــاص لتحديد الكائنات التي ترتبط بصلة قرابة أوثق بالحيتان.



الشكل ٥ ـ ٤

الترتيب الجيني المقدر من الدلائل الجزيئية الحديثة للحيتان وبعض ذوات الأصابع المزدوجة (معدل من نيكايدو وزملائه ١٩٩٩).

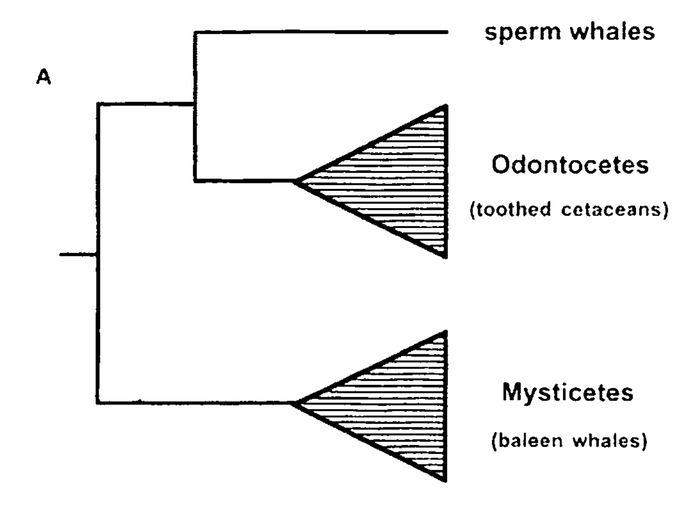
ومــن هنــا جــاءت مفاجــأة كبيــرة؛ حيــث تبــين أن أفــراس النهــر **Hippopotamuses** (تصنف تقليديًّا في "السويفورمس" **Suiformes**) قد تكون أقرب أقرباء الحيتان من الحية. وقد جاء الدعم في البداية من بيانات تسلسل الدنا في عدة جينات من الأنوية والمايتوكوندريا، ولكن أكثر الدلائل قوة جاء مــن اكتــشاف أن عديدًا من العناصر الوراثية التشخيــصية (أنــواع محــددة مــن "الرتروبوســون" **Retroposon**) التي تقفز أثناء التطور إلى مواقع معينة من الجينــوم النــووي ولا تعود أبدًا إلى موقعها الأصلي، يوجد بشكل مشترك في كل من الحيتــان وأفــراس النهر، ويفترض أنها وجدت بحكم اشتراكها في سلف واحد للحيتان وأفراس النهر، ومنه حصلت على تلك العناصر في أول الأمر. وقد أفادت التوزيعــات التــصنيفية لعدد إضافي من الرتروبوسون من هذا النمط الصورة التصنيفية لمجموعات أخرى مزدوجة الأصابع **Artiodactyl** أيضا (انظر الشكل ٥-٤). وهكذا، فإن البيانــات الجزيئية لم تؤكد فقط أن الحيتان ترتبط تاريخيًّا بذوات الأصابع المزدوجة، ولكنهــا أبرزت أيضا الاحتمال الواضح بأن الحوتيات تستقر بعمــق داخــل حزمــة ذوات الأصابع المزدوجة (التي أصبحت تعرف بعد ذلك باســم حزمــة ســيتاريوداكتيلا "الحوتيات ذوات الظلف" **Cetartiodactyla clade**)، وقد حفزت هذه النتيجة علــى إعادة النظر بجدية في ما لا يقل عن اثنين من المفاهيم التقليدية: أن آكلات اللحــوم من ذوات الظلف المشقوق المنقرضة منذ فترة طويلة، والتي تشبه ظاهريًّا الخنازير الضخمة، كانت الأسلاف المباشرة للحيتان، وأن تصنيف أفراس النهر يبــين أنهــا مغمورة داخل "السويفورمس" **Suiformes**.

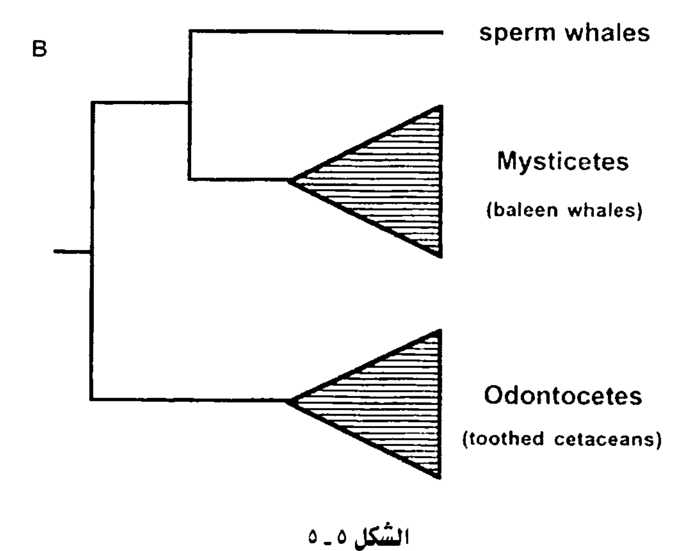
جدير بالذكر أن اكتشاف أن الحوتيات الموجودة وأفراس النهر قد تكون أصنافًا شقيقة، أمر محير؛ لسبب آخر أيضًا؛ ذلك أن أفراس النهر والحيتان يشتركان في عدة تأقلمات للتكيف البحري، بما في ذلك عدم وجود شعر، وعدم وجود غدد دهنية بالجلد، واستخدام الأصوات تحت الماء للتواصل فيما بينها،

وكان يفترض تقليديًا أن هذه الصفات تطورت بشكل مستقل في كل من أفراس النهر والحيتان من أسلاف غير ذات صلة، ومع ذلك إذا صحت صورة التصنيف التي تظهـــر حاليًا من الأدلة الجزيئية فتكـــون بذلك هذه التعديلات السلوكية والمورفولوجية التأقلمية "صفات متزامنة" **Synapomorphies**؛ مما يعكس بصدق أن لها أصلاً مشتركًا. وتحتاج هذه الفرضية غير التقليدية الحالية إلى إجراء أبحاث إضافية من كل من وجهات النظر الجزيئية والمورفولوجية.

التغذية وتحديد الموقع بالصدى في الحيتان

قسم علماء التصنيف رتبة الحوتيات (حيتان وخنازير بحر وما شابههما) تقليديًّا إلى مجموعتين منفصلتين، ويفترض أن كلاً منهما أحادي التصنيف: مجموعة أودونتوسيتي **Odontoceti** (مجموعة لها أسنان وتحدد الموقع باستخدام الصدى)، ويوجد منها حوالي ٦٧ نوعًا، ومجموعة **Mysticeti** ميستيسيتي (حيتان فكية ذات مصافٍ لاحتجاز الطعام، "حيتان بالينية"، سبليات) ويوجد منها ١٠ أنواع؛ ولأن حيتان العنبر **Sperm whales** (**Kogia breviceps،Physeter macrocephalus**) الموجودة حاليًّا لها أسنان، وتحدد موقعها بالصدى، فقد ظن معظم الخبراء أنها كانت على صلة وثيقة بحزمة الأودونتوسيتي (الشكل٥ – ٨A)، أو ربما منغمسة فيها، لذلك كان الأمر مفاجئا تمامًا عندما أشارت الدلائل الجزيئية الأولية المستخلصة من جينات كل من المايتوكوندريا والأنوية إلى أن حيتان المسك أقرب تصنيفًا إلى حيتان "بالين" **Baleen** (لها مصاف عظمية لاحتجاز الطعام) من أي من الحيتان المسننة الأخرى (الشكل ٥– ٥B): وبعبارة أخرى؛ يبدو أن فصيلة أودونتوسيتي (كما تعرَّف على النحو التقليدي) مجموعة جانبية **paraphyletic** أكثر من كونها مجموعة أحادية التصنيف، ويبدو هذا التعديل البسيط في التصنيف للوهلة الأولى هامشيًا على نحو ما، لكنه دفع إلى إعادة النظر في موضوع تاريخ التطور لعدد من سلوكيات الحيتانيات وملامحها الشكلية المحورية.





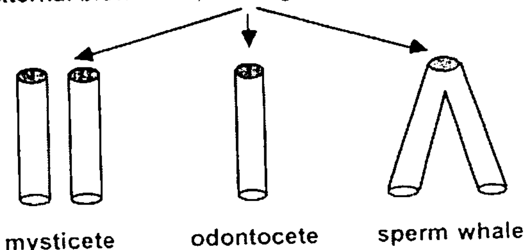
الشكل ٥ ـ ٥

فرضيتان بديلتان بشأن العلاقات التصنيفية بين حيتان العنبر والحيتان الأخـرى (انظر النص).

أما فيما يتعلق بالتكيف المتعلق بالتغذية فقد أشار الترتيب التصنيفي الجديد إلـــى أن وجود الأسنان ربما كان حالة سلف الحيتانيات (مما يجعلها متـــشابهة شـــكليًا فقـــط Symplesiomorphy، ومن ثم لا نفيد شيئا فيما يتعلـــق بالاســـتنتاج أن الحيتـــان ذات الأسنان أحادية التصنيف). أما التغذية بالمصافي العظمية فهي سمة مشتركة مـــستحدثة (الصفات المتزامنة synapomorphy) تحدد حزمة الميستيسيتي بشكل صحيح.

تبدو هذه الفرضية معقولة أيضا كما يظهر من دليل آخر، وهو أنه على الرغم من عدم وجود أسنان لحيتان ميستيسيتي البالغة فإنها تستخدم بدلاً منها المصافي العظمية (البالين) (لوحات تشبه المشط، تنمو من سقف الفم) لتصفية كميات هائلة من مياه المحيط من العوالق والقشريات (لتتغذى عليها)؛ بينما توجد لدى أجنتها في بداية نموها بقايا أسنان بدائية، مما يدل على عدم الفقدان الكامل للأسنان الموروثة من أسلافها؛ وعلاوة على ذلك فإن مختلف الحيتانيات المنقرضة من الرتبة الفرعية أركايوسيتي Archaeoceti، التي ينحدر منها، على الأرجح، جميع الحيتان الحديثة وخنازير البحر، كانت كاملة الأسنان.

عززت هذه الاستدلالات المستندة إلى تصنيف الخواص فكرة أن تطور التغذية بالمصافي العظمية في سلف ميستيسيتي كان ابتكارا مفتاحيًا سمح للحيتان باستغلال مصدر جديد غني بالغذاء، مما سمح بدوره، بتطور الحيوانات الضخمة المذهلة؛ مثل الحوت الأزرق "بالاينوبترا مسكيولس **Balaenoptera musculus** (أثقل الحيوانات التي سكنت هذا الكوكب؛ حيث يبلغ وزنه ١٥٠ طنًا).



أشكال فتحات التنفس في الحيتان.

وقد أعيد النظر أيضا في تفسير النمط التشريحي لفتحات النفخ (الأنف الخارجية، أو فتحات الأنف) من منظور الإطار التصنيفي الجديد، ويلاحظ أن لجميع حيتان البالين الموجودة (التي تستخدم المصافي العظمية) فتحتين للنفخ، على حين يبدو أن لجميع الحيتان ذوات الأسنان (بما في ذلك حيتان العنبر) فتحة واحدة فقط، في هذه الحالة، فإن حالة السلف الواضحة لأسلاف الحيتانيات- امتلاك فتحتي أنف- مثلها في ذلك مثل غيرها من الثدييات (بما في ذلك ذوات الظلف البرية التي نشأت منها الحيتان)، ويبدو للوهلة الأولى أن فتحة الأنف الواحدة المستحدثة لحيتان العنبر تعد دليلا قويًا على انتماء حيتان العنبر إلى حزمة أودونتوسيتي (الحيتان ذات الأسنان)، ولكن كشف الفحص الدقيق أن فتحة النفخ الأحادية في حيتان العنبر تؤدي مباشرة إلى اثنين من الممرات الأنفية الداخلية (انظر الرسم أعلاه)؛ بحيث إن التركيب الكامل للجهاز التنفسي يماثل- على الأرجح- التركيب نفسه لدى المستيسيتي أكثر منه لدى الأودونتوسيتي، وهذا كله يبدو أكثر معقولية في ضوء التصنيف الجزيئي الجديد.

وأخيرا، يعتقد أن التحديد الفعال للموقع بصدى الصوت (استخدام السونار) سمة مميزة لجميع الحيتان المسننة (بما في ذلك حوت العنبر)، ولكن يفترض أنه لم يتطور في حيتان "بالين"، وهذا أيضا يبدو متناقضا بشدة مع ما يظهر من التصنيف الجزيئي، ولكن مرة أخرى يظهر مزيدًا من التدقيق عكس ذلك؛ فقد يكون تحديد الموقع بالصدى صفة موجودة في أسلاف الحيتان والدلافين، وفقا لميلينكوفيتش **Milinkovitch** ١٩٩٥، وهذا يعني أن وجوده المشترك في حيتان المسك والحيتان المسننة الأخرى يعكس صفة موروثة **Symplesiomorphy** وليست بالضرورة مؤشرًا على حالة من أحادية التصنيف لهذه الأنواع، وتبدو هذه الفرضية معقولة لسببين على الأقل؛ أولا: وجدت الزائدة الصوتية **Acoustical melon** (عدسة دهنية في الجبهة تشكل عنصرا مهمًا من نظام تحديد الموقع بالصدى في الحيتان المسننة)

في شكل عضو ضامر في حيتان "بالين"، مما يشير إلى أنها كانت موجودة على نحو أكمل في سلف مشترك من حيتان المستيسيتي، ثانيا: من ناحية مبادئ التطور العام، من الأسهل بكثير في العادة فقد صفة تكيف معقدة من الحصول عليها، ومن ثم، قد لا يكون من المستغرب فقدان قدرات تحديد الموقع بالصدى المعقدة والهياكل التشريحية المرتبطة بها في حيتان البالين (وخصوصا أنها تتغذى على العوالق بدلاً أسلوب السعي الدائم لاصطياد الفرائس).

ومع ذلك، فقد ظلت معظم الاستنتاجات المذكورة سابقًا مجرد استنتاجات مؤقتة تنتظر مزيدًا من التحليلات الجزيئية والمورفولوجية، ولم يتأخر هذا البحث كثيرًا؛ فقد نشر نيكايدو وزملاؤه **Nikaido et al.** ٢٠٠١ تحليلا للتوزيع التصنيفي لمجموعة صغيرة من التسلسل الجيني المعروفة باسم "ساينس" **SINEs** (العناصر المتخللة القصيرة **Short interspersed elements**) التي يعتقد أنها توفر دلالات قوية للتصنيف؛ لأنها نادرًا ما تنشأ في الجينوم بشكل خاص، ولكنها متى اكتسبت فإنها لا تفقد أبدًا، وقد أيدت هذه العناصر التطورية (العناصر المتخللة القصيرة) بشكل واضح جدًا الفكرة التقليدية بأن الحيتان المسننة (بما في ذلك حوت العنبر) في النهاية أحادية التصنيف؛ ووفقًا لأدلة (العناصر المتخللة القصيرة) فقد امتد خط نسل حوت العنبر في وقت مبكر، كفرع جانبي للحيتان المسننة (**Odontoceti**) (بدلا من كونها فرعًا جانبيًا للحيتان ذوات المصافي العظمية (السبليات **Mysticeti**) من شجرة العائلة في الحيتان (كما في الشكل ٥ – **A**٥). إذا كانت تلك هي الحقيقة فيتعين إعادة النظر مرة أخرى في معظم التفسيرات المورفولوجية والسلوكية التي توصلت إليها النتائج الجزيئية السابقة.

وهذه هي طبيعة الحوار العلمي الذي يأخذ مجراه في كثير من الأحيان في مواقف التصنيف البيولوجي الصعبة، وعلى أي حال فإن الدراسات الجزيئية المختلفة عن علاقات القرابة بين الحيتانيات تفتح آفاقًا واسعة. وتعطي في مجملها مثلاً رائعا

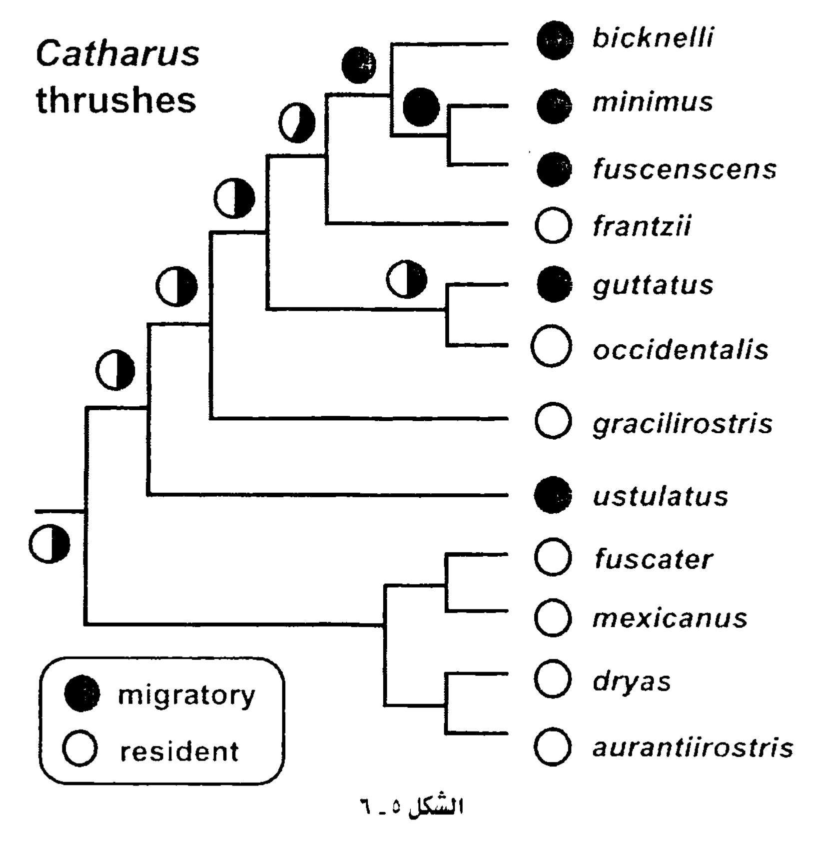
عن كيفية تسبب تعديلات صغيرة في البنية الظاهرية لشجرة تطور السلالات، في إحداث تأثير عميق في التفسيرات التطورية للعديد من تعديلات التكيف السلوكية والشكلية الموجودة على تلك الشجرة. وهذا التدقيق سيف ذو حدين: فالاستنتاجات المبنية على أساس تصنيف الخواص يمكن أن تكون ملهمة إلى حد كبير، كما يمكن أن تكون غاية في الحساسية لأي أخطاء في عملية إعادة البناء ذاتها.

التصنيف التطوري للطيور المغردة المهاجرة

يختفي في كل خريف ما يقدر بـ ١٠ مليارات طائر، تنتمي إلى ما يقرب من ٤٠٠ نوع من الطيور من المناخات الشمالية فقط، لتعاود الظهور في أعداد أقل في فصل الربيع التالي، وكان المتأملون في الطبيعة في القرون الماضية (مثل أرسطو) غير متأكدين مما إذا كانت الطيور قد سافرت إلى مكان آخر، أو أنها كانت في فترة بيات، ونحن نعلم الآن أنها تهاجر، وغالبًا في رحلات ملحمية تتطلب مهارة ملاحية ومجهودًا فذًا، يكاد يتحدى الإدراك الإنساني، في العالم الجديد (أمريكا الشمالية وشمال كل من أوروبا وأسيا) يسافر العديد من هؤلاء المهاجرين المداريين إلى أمريكا الوسطى أو أمريكا الجنوبية قبل عودتهم إلى أمريكا الشمالية ليتوالدوا في الربيع التالي، على حين يتجه المهاجرون من معظم أوروبا وأسيا في فصل الشتاء نحو القارة الأفريقية، ولا شك في أن تكلفة الهجرة كبيرة (من حيث المجهود ومخاطر السفر)؛ لذا يجب أن تكون الفائدة التعويضية مجزية، وقد اعتاد علماء الطيور تقليديًا على النظر إلى مزايا الهجرة للطيور بصفتها أي من الأسلوبين المتكاملين: تجنب التحديات البيئية القاسية (مثل الظروف المناخية الشديدة، ونقص الحشرات) خلال فصول الشتاء في خطوط العرض القاصية، أو الاستفادة الإيجابية من فرص إيكولوجية مواتية متوقعة ومؤقتة (مثل طول فترة النهار، ووفرة الغذاء) خلال فصول الصيف في خطوط العرض القاصية.

ويمكن لهذين النوعين من التفسيرات أن يكون لهما مردود مختلف بشأن الأصل التطوري للهجرة من المناخات الشمالية وإليها. وفي ظل سيناريو "الهروب" يجري التشبيه بالمهاجرين بسكان الشمال من الأجداد الذين كانوا يبدءون في الهجرة في أوقات تدهور المناخ، على سبيل المثال أثناء العصور الجليدية من الحقبة الجليدية، في حين أنه في ظل سيناريو "الاستغلال"، ينظر إلى المهاجرين على أنهم طيور استوائية تطورت لديها نزعات الهجرة؛ للاستفادة من موارد الشمال الوفيرة في الصيف، واعتمادا على طبيعة المجموعة التصنيفية قيد النظر فربما كان لكل من هذين السيناريوهين أبعاد حقيقية.

ومن المؤكد تماما أن عديدًا من أصناف الطيور يمكن أن تكتسب سلوكيات الهجرة أو تخسرها بسرعة كبيرة، كما يتضح من الميول المختلفة التي تظهر في كثير من الأحيان في الأنواع التي ترتبط ارتباطًا وثيقا من ناحية التصنيف الجيني (انظر أدناه)، وقد تم توثيق بعض التغييرات الرئيسية في عادات الطيور المهاجرة، في بعض الأحيان، من خلال الملاحظة المباشرة، على سبيل المثال: من المعروف أن طيورالسيرين (النعار) الأوروبية **Serinus**، القاطنة في منطقة البحر الأبيض المتوسط في معظمها طيور مستقرة، ولكن بعض المجموعات من هذه الطيور، التي تكونت حديثًا في شمال أوروبا في القرن الماضي، أصبحت بالفعل طيورًا مهاجرة، وفي المقابل استقرت مؤخرًا، بعض المجموعات الجديدة من طائر الحقل الضحّاك **Fieldfares**، **Turdus pilaris** في جرينلاند أتت عن طريق الهجرة من أوروبا، كما أن بعض طيور السنونو **Rustica Hirundo** صارت تعشش الآن في الأرجنتين بدلاً من العودة إلى نصف الكرة الشمالي مثل معظم أشقائهم من هذا النوع. لذا، فإن سلوكيات هجرة الطيور غالبا ما تظهر لدونة تطورية ملحوظة. من ناحية أخرى، فإن الروابط التاريخية واضحة كذلك، وعلى سبيل المثال: استقرت حديثًا سلالة من الطيور المغردة



الشكل ٥ ـ ٦

تصنيف الخواص المقدر للطيور المهاجرة، من واقع بيانات تسلسل دنا المايتوكوندريا (أوتلو وزملاؤه، ٢٠٠٣). تظهر الرسوم المستديرة عند كل عقدة الاحتمالات النسبية للحالتين البديلتين للطيور المهاجرة أو المقيمة.

Pectoral Sandpipers (Caladris melanotos) في سيبيريا، وبدلا من أن تهاجر جنوبا عبر المشرق كما تفعل معظم الأنواع الأخرى من هذه الطيورالسيبيرية (كما يمليه الحس الجغرافي الأفضل)، فإنها تعود إلى أمريكا الجنوبية (عن طريق ألاسكا)، كما فعل أسلافها المباشرون، وبالمثل استقرت بعض الطيور من نوع الطائر الأبلق الشمالي Northern Wheatears (Oenanthe oenanthe) من الجزر

البريطانية، في جزر جرينلاند، ولكنها مثل أسلافها ما زالت تعود (عبر أوروبا) إلى مواقع فصل الشتاء في أفريقيا، بدلاً من الهجرة المباشرة جنوبًا إلى الأمريكتين.

وهذه الاختلافات الظاهرة بين اللدونة التطورية والإرث التاريخي لهجرة الطيور تشير إلى أن فحص التغيرات السلوكية التطورية في الطيور يجب أن يتم مع كل صنف على حدة، وأن رسم خريطة للتصنيف التطوري للصفات في هذه الحالة ينبغي أن يساعد كثيرًا. وقد اتبعت هذه المقترحات مؤخرًا لاختبار طيور كاثاروس **Catharus**. ويتكون هذا الجنس الذي يستوطن "العالم الجديد" من عائلة (**Muscicapidae**) من ١٢ نوعًا وثيقة الصلة؛ خمسة منها من المهاجرين لمسافات طويلة، بين أمريكا الشمالية وأمريكا اللاتينية، وكذا سبعة مقيمة بصفة دائمة في المناطق المدارية، ويبين الشكل (٥-٦) تصنيف الصفات لهذه الأنواع الاثنتي عشرة، ويلخص أيضًا إعادة بناء سلوكيات الهجرة، (باستخدام البرامج المختزلة) على هذه الشجرة المبنية على أساس تحليل دنا المايتوكوندريا.

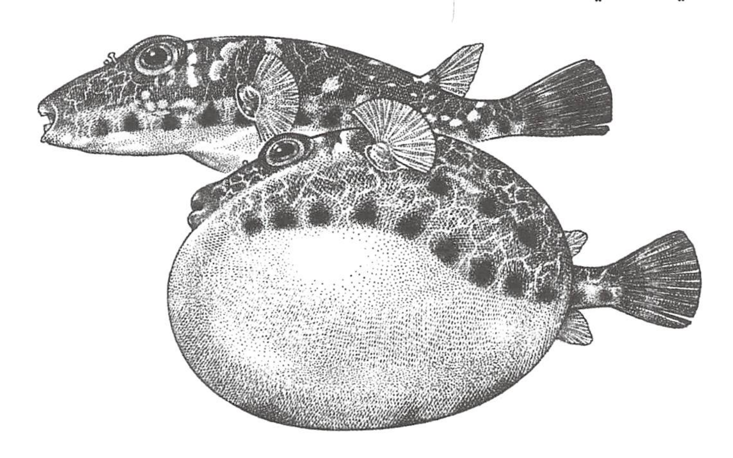
وقد برزت عدة نقاط من هذا التحليل؛ أولاً: يبدو أن سلوك الهجرة في طيور كاثاروس ثراش **Catharus thrushes** متعدد الأصول (كما يتضح من خلال حقيقة أن الزج المصطنع للأنواع داخل إحدى الحزم يسفر عن تصنيف أسوأ إحصائيًا)، ثانيا: عندما كان ينظر إلى التصنيف بالتوازي مع نطاقات الأنواع وغيرها من الأدلة، بدا من المرجح (ولكن بشكل غير حاسم) أن الجد الأصلي لطيور الثراش كان من أنواع الطيور المقيمة في الجنوب، وأن سلوك الهجرة إلى خطوط العرض الشمالية تطور عدة مرات، وأخيرًا، وكان صحيحًا أيضًا أن الاحتمالات الإحصائية لسلوكيات الهجرة مقابل سلوكيات الستقرار عند عديد من النقاط الداخلية في شجرة التطـــور (انظر الرسوم البيانية المستديــرة) نادرًا ما سمحت باستنتاجـــات نهائية حـــول المسارات التطورية في سلوكيات الطيور المهاجرة. وهناك احتمال بديل،

على سبيل المثال، بأن الهجرة كانت هي حالة سلف تلك الطيور. ثم فقدت هذه العادة في مناسبات مختلفة، وتشير وجهة النظر الأوسع إلى أنه عندما تكون أيَّة من هذه الصفات التطورية ضعيفة جدًّا، (كما يعتقد بشأن عادات الهجرة)، فإن استنتاج تاريخ تصنيف صفاتها الدقيق عبر زمن تطوري كبير قد لا يكون سهل التتبع.

تضخم السمك النفاخ (المنتفخ)

سمي حوالي ١٥٠ نوعا من أنواع الأسماك البخاخة (النفَّاخة) الحية **Pufferfish** من عائلة **Tetraodontidae** والأسماك النفاخة ذات الأشواك **Spiny puffer** من عائلة **Diodontidae** بأسمائهم نتيجة لسلوك دفاعي ملحوظ يقومون فيه بنفخ أجسادهم (حرفيًّا) إلى بالونات؛ فعندما تشعر السمكة بالتهديد من قبل الحيوانات المفترسة (أو تقع في سنارة صياد) تعب السمكة النفاخة ملء فمها من المياه التي تُضخ إلى المعدة القابلة للتوسع، وبسرعة تكتسب الأسماك جسمًا منتفخًا بشكل صارخ، مما يجعل من الصعب على الحيوان المفترس الهجوم عليها أو ابتلاعها، وأما في الأسماك النفاخة ذات الأشواك فتنتصب الأشواك العظمية في الجلد عندما ينتفخ السمك بما يعزز دفاعها، وبعد زوال الخطر يترك السمك المياه لتخرج ويرجع إلى حالته العادية الممشوقة نسبيًّا، وقد أمكن التوصل إلى هذا السلوك التضخمي الغريب من خلال عدة تعديلات تطورية في الجسم، وخلافًا لمعظم الأسماك فللأسماك النفاخة الحديثة جلد مطاط للغاية يغطي جوانب الجسد والبطن، كما أن جدار المعدة قابل للتمدد الفائق، وليس لها أضلاع (قد تكون عائقًا أمام تغيير الشكل خلال التضخم)، وخصائص هيكلية عديدة في الرأس، وتجويف الفم وحزام الصدر (مفصل الكتف)، التي تلعب دورًا رئيسيًّا في ضخ المياه،

وقد تساءل البيولوجيون منذ فترة طويلة عن كيفية تطور السمك غير النفاخ إلى سمك نفاخ؛ أي: كيف كانت حالة السلف، وبأي كيفية؟ وما المراحل الوسيطة التي مرت بها في مسيرة تطور الأسماك حتى وصلت إلى الحالة الكاملة للتضخم كسلوك دفاعي تكتيكي؟

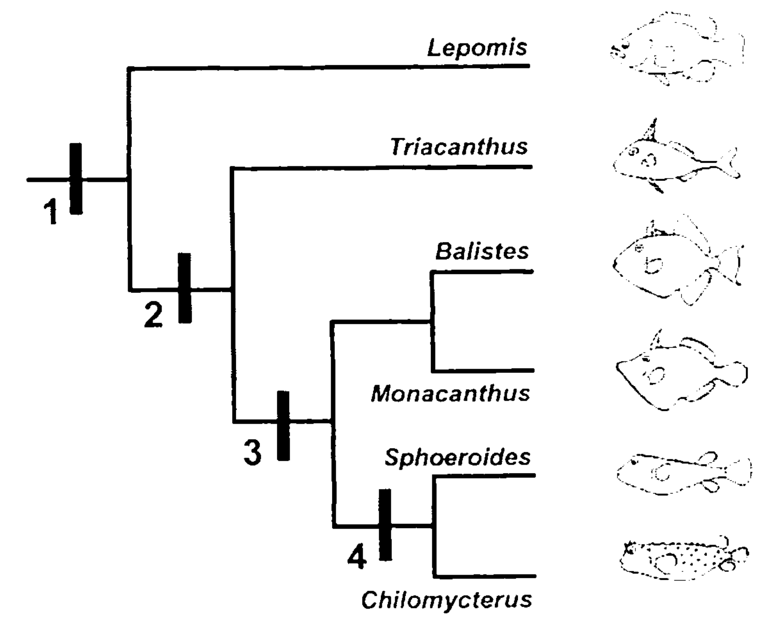


سمكة نفاخة جنوبية، طبيعية ومنتفخة

تناول وينرايت وتورينجان **Wainwright and Turingan** (١٩٩٧) هذه المسائل عن طريق تسجيل الصفات التشريحية والسلوكية ذات الصلة على شجرة تصنيف الصفات للسمك النفاخ وأقاربه، وتنتمي الأسماك النفاخة إلى رتبة **Tetraodontiformes** التي تشمل أيضًا الأسماك المنتفخة ذات الأشواك **spikefishes** ترایاکانثوديدا (**Triacanthodidae**)، وأسماك **Triplespines** ترایاکانثيدا (**Triacanthidae**)، وأسماك **triggerfishes** باليستيدا (**Balistidae**)، وأسماك المبرد **filefishes** موناكانثيدا (**Monacanthidae**)، وغيرها، ويوضح الشكل (٥- ٧) الهيئة العامة لجسم الأسماك التي تمثل هذه الجماعات، وتعد رتبة (**Tetraodontiformes**) نفسها مجرد واحدة من حوالي ٤٠ رتبة من الرتب التصنيفية للأسماك العظمية.

هذا، ويُعد كل من الأجزاء العميقة والضحلة في التصنيف، ذا علاقة مهمة بالمقترح ذي المراحل الأربع الذي يراه المؤلف بشأن التحولات التطورية لتضخم السمك النفاخ (انظر الشكل رقم ٥-٧).

يبدأ تسلسل الخطوات التطورية المفترضة من ضغط الأشداق، وهو سلوك مشترك لجميع أنواع الأسماك تقريبا: سعال عام، ويطرد هذا الإجراء القوي الأشياء غير المرغوب فيها من الفم، وغالبا ما يستخدم أثناء الأكل لإخراج الأجزاء التي لا تهضم من الفريسة (مثل الهيكل الخارجي الصلب لقنفذ البحر، أو الجلد الغليظ لإحدى الديدان)، ثم يتبع هذه الحالة السلفية سعال التيتراودنتيفورم (Tetraodontiform) كموروث، وفيه يحدث طرد أكثر قوة وتركيزا للمياه؛ نظرًا إلى صغر فتحة الفم، واختزال فتحات غطاء الخياشيم، وهي ظاهرة مميزة لجميع أسماك التيتراودنتيفورم، وتمثل خطوة تطورية ثالثة في نفخ المياه من الفم إلى الأمام، وتلي الخطوة الثانية مباشرة. وتنفخ معظم، ولكن ليس كل، أنواع الـTetraodontiformes (انظر الشكل رقم ٥-٧) تيارا قويًا من المياه يخرج من أفواهها لكشف الفرائس المدفونة (في الرمال على سبيل المثال)، أو للتعامل مع الفرائس، أو لتنظيف الفريسة من الرواسب غير المرغوب فيها، أو في حالات قليلة للمساعدة في بناء العش، وأخيرًا جاء سلوك تضخيم الجسم ذاته، والذي يحدث فيه ضخ للمياه من الفم في الاتجاه الخلفي بدلاً من الاتجاه إلى الأمام، وتحقق الاسماك النفاخة هذه النتيجة ببساطة عن طريق إغلاق أفواهها أثناء ضغط الفم، ومن ثم تتوجه المياه من خلال المريء إلى المعدة، وقد حلل وينرايت وتورينجان (بتفاصيل تشريحية كبيرة) عديدًا من التغيرات التطورية في العضلات وغيرها من التغيرات التي يبدو أنها رافقت التسلسل الكامل للأحداث، المؤدي إلى هذا التضخيم الواضح للجسم.



١) السعال العام: فم كبير وتجويف الفم يتوسع من الجانبين، وحزام صدر ثابت

٢) ســعال الـ*tetraodontiform* المتخصص: فتحة فم صغيرة، وفتحات خياشيم مختزل، إلخ.

٣) نفخ المياه.

٤) الانتفاخ بالمياه: آلية جديدة لتوسع الفم ثم ضغطه، مطاطيـة الجلـد والمعـدة، حزام الصدر متحرك، إلخ.

شكل ٥_٧

تصنيف الصفات للأسماك النفاخة tetraodonti form بما في ذلك ممثل عن Sphoeroides، والنفاخة ذات الشوك Chilomycterus، وتعرض أيضًا أسماك الشمـس sunfish باعتبارهـا مجموعة خارجيـة (بعد وينرايت وتورينجان ١٩٩٧)، وعلى عكس ما يقرب من كل التصنيفات الأخرى المقدمة في هذا الكتاب فقد تم تقدير هذه الشجرة من البيانات المورفولوجية (وهي ممارسة يمكن الدفـاع عنها في هذه الحالـة؛ حيث يفترض أن عـديدًا من الصفـات التشريحية العائدة السابق تحليلهـا، لم تكن لها علاقة بظاهرة التضخيم في الأسماك النفاخـة في حـد ذاتها، ومن ثم سمحت بتقدير مستقل للتصنيف. ومسجل على التصنيف الأربع خطوات المتتالية في السيناريو المحتمل لتطور تضخيم الجسم في الأسماك النفاخة (انظر النص).

وقد سهل التصنيف الجيني لأسماك التتراأودنتيفورم، كما مكن بالفعل من إعادة البناء التطوري الذي يوضح كيف تشكل هذه البنى المختلفة والسلوكيات المرتبطة بها في هذه الأسماك مجموعة كاملة من التعديلات المتخصصة. هذا، ويشترك كل من السعال العام والسعال المتخصص، ونفخ المياه، وتضخم الجسم المبني على ابتلاع المياه، في أساس وظيفي واحد، ولكنها تطورت من خلال سلسلة من الخطوات لتولي الأدوار البيولوجية التي تختلف الآن كثيرا بين أنواع التتراأودنتيفورم الموجودة.

التواحد الاجتماعي لدى الجمبري (الروبيان، برغوث البحر)

ليس صحيحًا أن البشر أكثر المخلوقات تنظيمًا، أو الأفضل اجتماعيًّا، أو الأكثر نكرانًا للذات على هذا الكوكب. فقد يرجع هذا الشرف بدلاً من ذلك إلى الحشرات غشائية الأجنحة **Hymenopteran insects** ذات النظم الاجتماعية؛ كالنمل، والنحل، والزنابير؛ فالتنظيم الحشري الاجتماعي (التواحد الاجتماعي[1]) **Eusociality** مجموعة معقدة من السلوكيات التي تتميز بالخصائص التالية: التنسيق والتعاون بين الأفراد في مجال رعاية الصغار، والتقسيم الفعال للعمل الإنجابي في المستعمرات؛ حيث يقوم العاملون العقم بخدمة الأفراد المنجبة، وأجيال متداخلة من العاملين بالمستعمرة، وعلى سبيل المثال، في الحشرات الاجتماعية غشائية الأجنحة تقوم العاملات ببناء العش بإخلاص والحفاظ عليه، كما يقمن برعاية النسل لواحدة أو أكثر من الملكات. ويحظى هذا النوع من التنظيم الاجتماعي باهتمام علماء الأحياء، ليس فقط لما ينطوي عليه من تنظيم اجتماعي فائق، ولكن لما ينطوي عليه أيضًا من تضحية مثمرة بالنفس من قبل العاملين في المستعمرة.

---

(١) التواحد الاجتماعي لفظ منحوت. ويعني ليس فقط وحدة هدف جميع أفراد المجتمع، أو الغالبية العظمى منهم، بل تكافلهم وتعاونهم وتضامنهم، وإيثارهم، وتفانيهم، وتنظيمهم للأدوار الحياتية؛ من أجل إنجاح حياة المجموعة ككل واستمرار تعاقب أجيالها. ولا توجد كلمة في اللغة العربية تحمل المعنى الذي يتضمنه لفظ **Eusociality**.

ويعد نظام التواحد الاجتماعي **Eusociality** نادرا جدًا في العالم البيولوجي. وبصرف النظر عن التواحد الاجتماعي في الحشرات غشائية الأجنحة فمن المعروف أنه يوجد أيضا في النمل الأبيض **Termites**، وأنواع قليلة من حشرات التربس **Thrips**، وبعض سلالات المن **Aphids**، وفي بعض الخنافس **Beetles** الاجتماعية، ويحدث أيضًا في بعض الجرذان **Burrow-dwelling naked mole-rats** من جنس هيتيروكيفالاس **Heterocephalus**، ومن وجهة النظر الإيكولوجية فإن الأنواع القابلة لتطوير تواحد اجتماعي تنتمي تقليديًا إلى واحدة من فئتين (كويلار وستراسمان **Queller and Strassmann** ١٩٩٨: فئة "المدافعين عن القلعة" **Fortress defenders**، التي تعيش داخل عش أو موقع محمي (الذي يُعد موردًا قيمًا ويتميز بكونه متاحًا ومن الضروري الدفاع عنه كمجموعة). وفئة "المؤمنين على الحياة" **Life insurers**، التي تتغذى في الخلاء، ولكن تستفيد من سلوكيات الجماعة؛ حيث توجد حاجة لأجيال متعاقبة ومتداخلة من البالغين لرعاية الصغار بنجاح داخل العش، ويدل تناثر التواحد الاجتماعي بين مختلف الأصناف الحيوانية على أن الظاهرة متعددة التصنيف إلى حد كبير.

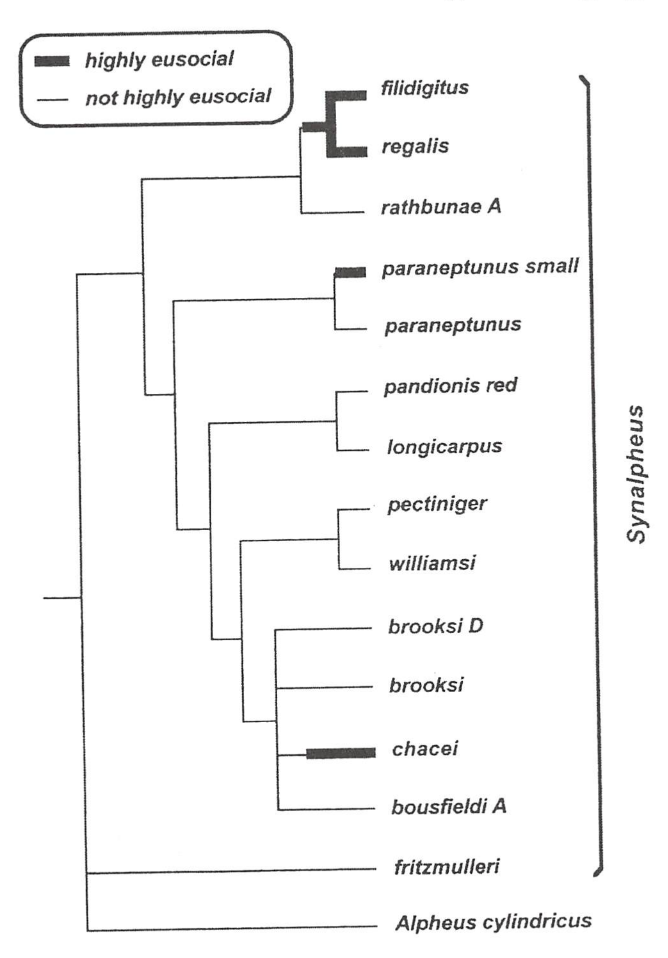
ومن الناحية الوراثية، يمكن تفسير جوانب كثيرة من تطور "التواحد الاجتماعي" من خلال نظرية "الكفاءة الشاملة" **Inclusive fitness theory** لهاملتون **Hamilton** ١٩٦٤. والفكرة الأساسية هي أنه بإمكان أعضاء المستعمرة إحداث التغيير التطوري والانتقال إلى الإيثار الشديد (التضحية بالنفس من أجل التوالد)، فقط عندما يرتبط أعضاء المستعمرة ببعضهم البعض ارتباطًا وراثيًا وثيقا، وعلى الرغم من أن أحد الأفراد قد لا يكون منجبًا بذاته فإنه يمكن لجيناته أن تمثّل تمثيلا جيدًا في الجيل التالي (بما في ذلك تلك التي تسبب سلوك الإيثار) بحكم اختيار الأنساب في مستعمرة من الأقارب تعمل بسلاسة.

إضافة إلى النواحي الإيكولوجية الوراثية بشأن التحولات التطورية إلى نظام التواحد الاجتماعي، فيمكن أن تظهر مجموعة تكميلية من التفسيرات من خلال

التحليلات التاريخية (أي من تحليلات تصنيف الخواص)، وتتضح هذه النقطة بشكل جيد في الروبيان البحرية (الجمبري)، وفي اكتشاف حديث مثير وغير متوقع وجدت بعض الأنواع من الجمبري من جنس سينالفيوس **Synalpheus** التي تقطن الإسفنج، لديها نظام تواحد اجتماعي متقدم؛ فالأفراد المتقاربون (غالبا أشقاء كاملون) يعيشون معا، وأحيانا بالمئات، داخل إسفنجة كبيرة، وتقوم أنثى وحيدة بمعظم، إن لم يكن كل، التوالد بالمستعمرة. على النقيض من ذلك تتفاوت الترتيبات السلوكية في الأنواع الأخرى من سينالفيوس، وتتراوح بين علاقة بين اثنين بدون روابط اجتماعية، إلى مجموعة تعيش في مجتمعات صغيرة مختلفة في نظامها الاجتماعي. وقد أتاح هذا التفاوت الشديد في النظم الاجتماعية مصدرا جيدا لإعادة بناء تصنيف الصفات.

على سبيل المثال، أظهر تصنيف الخواص لأكثر من عشرة أنواع من الجمبري الذي يعيش في الإسفنج من سينالفيوس، بشكل قاطع تماما، أن التواحد الاجتماعي المتقدم نشأ في ثلاث مناسبات منفصلة على الأقل في هذه الحيوانات (دافي وزملاؤه **Duffy et al.** ، ٢٠٠٠) (الشكل ٥-٨)، ومن ثم مكن هذا الاكتشاف دافي وزملاءه من إعادة بناء التأريخات التطورية المحتملة للتواحد الاجتماعي، من خلال عمل عديد من التصورات المتباينة والمستقلة لتصنيف الخواص لخطوات النسل قريبة الصلة التي تتصف بتدرجات مختلفة من التنظيم الاجتماعي، وكشفت هذه التحليلات المقارنة جنبا إلى جنب مع البيانات الإيكولوجية أن مستعمرات الأنواع المتقدمة اجتماعيًا عادة ما يكون بها أفراد عديدة تعيش معا داخل الإسفنج المضيف، في مقابل الأنواع الأقل تقدما اجتماعيًا، التي تضم عددا أقل في تجمعاتها، كذلك لا تميل الأنواع المتقدمة اجتماعيًا إلى مشاركة الإسفنج المضيف مع الأنواع المتجانسة، وقد جرى تفسير هذه النتائج بما يدعم الفكرة القائلة إن المنافسة الشديدة، قد عملت كعنصر ضغط انتقائي في المقام الأول لصالح تقدم الوضع التطوري للنظم الاجتماعية في سلالات هذه الحيوانات (وربما غيرها)، وبعبارة أخرى: يحتمل في أثناء التحولات التطورية نحو نظام التواحد الاجتماعي في الجمبري الذي يقطن الإسفنج أن تكون مستويات أعلى من التعاون قد حدثت

بين الأقارب جينيًا تدريجيًا (مما يتضمن مزايا من الكفاءة الشاملة للعمالة غير المنجبة)، مما عزز نجاح المستعمرات من خلال جعل أماكن التعشيش المهمة، سهلة المنال ويمكن الاحتفاظ بها.



شكل ٥ ـ ٨

شجرة تصنيف تطوري معتمدة على الجمع بين البيانات المورفولوجية والجزيئية للروبيان من جنس سينالفيوس قاطن الإسفنج (دافي وزملاؤه ٢٠٠٠)

ومن حيث المبدأ، يمكن إجراء تحليلات تصنيف الصفات المماثلة على النمل، والنمل الأبيض، على سبيل المثال، ولكن لم يتم حتى الآن بذل مثل هذه الجهود؛ نظرًا لقدم نشأة التواحد الاجتماعي في هذه المجموعة، والندرة الشديدة لتصنيف الصفات القوية في السلالات المعذبة، التي قد تكون وسيطة بدرجات متفاوتة في مسألة التنظيم الاجتماعي (ولكن هناك دراسة حالة مثيرة للاهتمام بشأن النحل ذي التواحد الاجتماعي البدائي (انظر دانفورث وزملاءه .Danforth et al ٢٠٠٣)) على النقيض من ذلك، فقد كان تحليل تصنيف الصفات مناسبًا للغاية في الجمبري الذي يعيش في الإسفنج؛ حيث من الواضح أن التواحد الاجتماعي نشأ حديثًا فقط في هذا الجمع أحادي التصنيف، كما أنه تكرر في عدة خطوط تبدي في مجملها تباينًا كبيرًا في أساليبها الاجتماعية.

الانتكاسات التطورية في دورات حياة السمندل

تبسط بعض الكتب المرجعية التي تقدم هذه الظاهرة وتشرحها الأمور بشكل كبير، عن طريق تصوير خطوط السلالات التطورية على أنها تتقدم دائمًا من الحالات الأقل تقدمًا للسلف، إلى أنواع تالية أكثر تقدمًا، على سبيل المثال فإن الاستعمار الأولي للأرض من قبل البرمائيات الأولية المشابهة للأسماك، ثم وصولها إلى زواحف أولية تشبه البرمائيات، والتي توسعت في وقت لاحق في التكيف على البيئات الجافة، غالبًا ما يتم تصوير هذا التعاقب على أنه تطور تقدمي طبيعي أو حتمي من حيوانات مائية بسيطة نسبيًا، إلى كائنات برية أكثر تعقيدًا، وينبغي مقاومة هذا التصوير؛ لأسباب عدة: فلا توجد اتجاهات حتمية للتطور (ما عدا الانقراض الكامل الذي قد يكون المصير النهائي لجميع السلالات)، كما أن المصطلحات الوصفية؛ مثل "متواضعة" و"متقدمة" تتضمن أحكامًا تقيمية يصعب

دعمها بمعايير موضوعية، وتظهر الكائنات الحية في أي بيئـة تكيفـات ثمينـة، غاية في الدقة، تتلاءم مع بيئتها المعيشية، وجميع السلالات التي على قيـد الحيـاة اليوم متساوية في عبقريتها؛ بمعنى أن كلاً منها وجد وسيلة ما للبقاء على قيد الحياة في خضم تجارب التطور والمحن عبر الدهور.

لهذه الأسباب فإن المصطلحات: مثل "متقدمة" أو "أعلى" إذا أُريـد اسـتخدامها على الإطلاق فينبغي استخدامها فقط لتعني أن الكائنات أو الـصفات المـذكورة قـد تطورت في وقت لاحق (أي في وقت أحدث) عن الكائنات الأخرى التي تقارن بهـا، ومن هذا المنظور المحايد قيميًا، يـرى علمـاء دراسـة الزواحـف والبرمائيـات Herpetologists أن النمو المباشر Direct development هو حالة "متقدمة" من حالة الأحداث، بالمقارنة مع دورة حياة ثنائية الأطوار Biphasic life cycle. ويندرج تحت مصطلح النمو المباشر وضع البيض على اليابسة ونمو الأجنة دون الحاجة إلى المياه الساكنة (أي نمو الأجنة المفرخة بشكل مباشر إلى صغار وبالغين دون المرور عبـر مرحلة اليرقات المائية)، وعلى النقيض من ذلك، وفي ظل نمط حياة ثنائي الأطـوار، يجري وضع البيض في المياه الساكنة أو بالقرب منها، ثم يفقـس البـيض؛ لتخـرج يرقات مائية تعيش بشكل حر في المياه، ثم تتحول لاحقا إلى بالغين يعيـشون علـى اليابسة ودورة الحياة ثنائية الأطوار سمة كثير - وليس كل - من البرمائيات، ويمكـن النظر إليها على أنها مرحلة وظيفية وسطى بين دورة الحياة المائيـة الكاملـة فـي الأسماك، ودورة الحياة البرية الكاملة في الزواحف وغيرهـا مـن المخلوقـات ذات البيض المغلق Cleidoic eggs (انظر الفصل ٤، الدجاجة أم البيضة؟).

وعلى أية حال، تمارس بعض البرمائيات مسألة النمو المباشـر، ويبـدو أن نمط الحياة على اليابسة قد تطور بشكل مستقل عن نمط حياة ثنائية الأطوار للسلف في مجموعات فرعية من كل مجموعات البرمائيـات الحيـة الثلاثـة الرئيـسية:

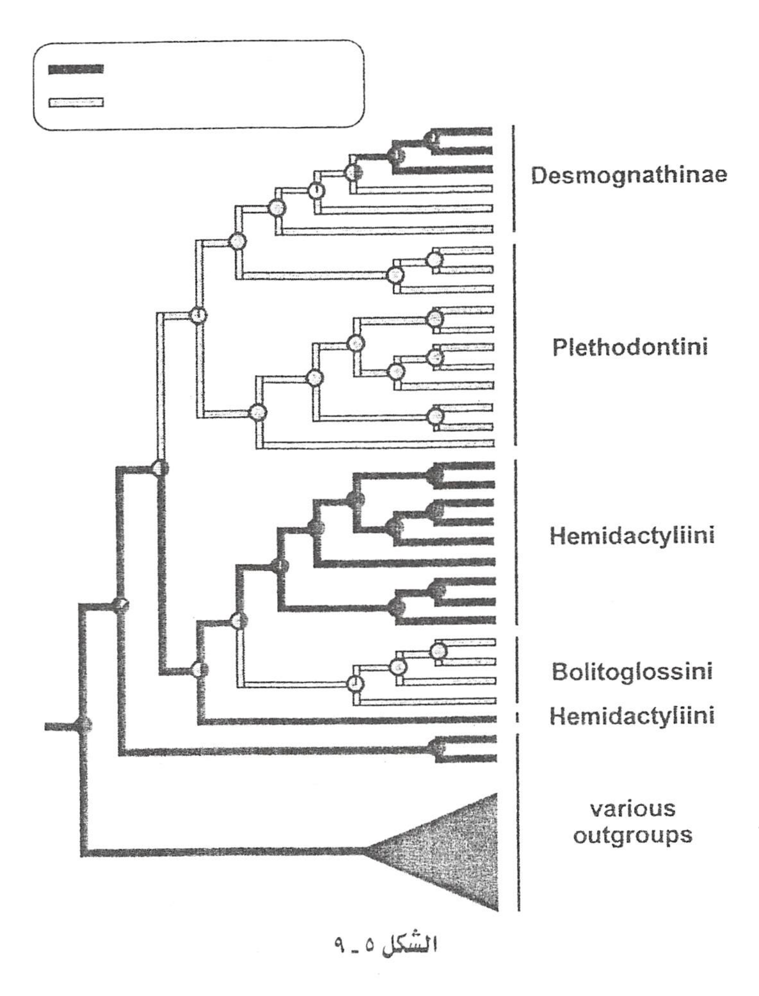
"أنيورانز" Anurans (الضفادع)، و"سيسيليانز" Caecilians (أشكال كالديدان بلا أرجل)، والبرمائيات المذنبة "يوروديليس" Urodeles (سمندر الماء والسمندر)، وفي السمندر على سبيل المثال، يضع كثير من الأعضاء من أنواع "بليثودونتيدي" Plethodontidae (السمندر الذي ليس له رئة) بيضًا على اليابسة، وينتقل جميع الفقس بعدها إلى مرحلة اليرقات المائية، وقد كان التطور المباشر ابتكارًا تطوريًّا محوريًّا، ساعد السمندرات التي تتنفس من خلال الجلد على التحرر من الاعتماد على المياه الساكنة للإنجاب، مما مكنها من الاستيطان بشكل أفضل واستغلال اليابسة للمعيشة.

هذا، وتنقسم عائلة الـ"بليثودونتيدي" تقليديًا إلى صنفين من العائلات التحتية: "بليثودونتيني" Plethodontinae، التي تمارس نمط النمو المباشر، والـ"ديسموجناثيني" Desmognathinae (سمندر الماء)، ذات دورة حياة ثنائية الأطوار. وتكمل أنواع سمندر اليابسة دورة حياتها بشكل نمطي في الغابات الرطبة، على حين لا بد أن تعيش كل يرقات أنواع سمندر الماء في الموائل (الوسط المعيشي المائي) المائية من أجل البقاء والنمو، وكان يعتقد تقليديًا أن سمندر اليابسة وسمندر الماء من الأصناف الشقيقة، مع افتراض أن دورة الحياة ثنائية الأطوار هي حالة [illegible] الصنفين، وفي إطار هذا المفهوم جرى افتراض أن "الثنائية" شكل من أشكال دورة الحياة البدائية، انبثق منها النمو المباشر في وقت لاحق، [illegible] سلالات سمندر اليابسة من الاستمرار والانتشار المتأقلم في [illegible].

[illegible] الجزيئية الأخيرة الانتباه بشدة إلى بعض جوانب هذه [illegible] قام تشيبنديل وزملاؤه .Chippindale et at ٢٠٠٤ بتحليل [illegible] جمع بين نتائج سلاسل دنا كل من المايتوكوندريا والأنوية،

وتوصل إلى أن حزمة سمندر الماء "ديزموجناثيني" منغرسة داخل سلالة سمندر اليابسة "بليثودونتيني" (بدلاً من كونها شقيقة لها) (الشكل رقم ٥-٩)، وبعبارة أخرى، فتعد سمندرات اليابسة، كما يجري تعريفها تقليديًا، صنفًا موازيًا لسمندر الماء، وكما هو موضح بإيجاز في الشكل رقم (٥-٩) فإن النتائج تعني أن كلاً من اليرقات المائية، ودورة الحياة ثنائية الأطوار، ربما أعيد تطوره في سمندر الماء؛ نتيجة تطور مباشر من حالة النمو المباشر لسلفهم، ويعد ذلك مثالاً ممتازًا على كيفية إمكان أن تكون إحدى السمات ممتدة من السلف، أو مشتقة منها في وقت واحد، اعتمادًا على الأطر المرجعية المحددة في تسلسل التصنيف الهرمي، وفي الحالة الراهنة فإن النمو المباشرة لسمندر اليابسة هو بلا شك حالة مستحدثة (مشتقة) في سياق التصنيف الأوسع للبرمائيات، وهو أيضا حالة السلف بالنسبة إلى أصول سمندر الماء التي فقدت هذه الحالة بصفة ثانوية (لاحقة)، وعلى النقيض فإن كلاً من اليرقات المائية ودورة الحياة ثنائية الأطوار، صفات مستحدثة مباشرة في سمندر الماء، ولكنها حالات السلف في السياق العام للبرمائيات، ويعزى تغيير وجهات النظر هذه إلى وجود ارتداد تطوري غير متوقع من النمو المباشر إلى دورة حياة ثنائية الأطوار في فرع معين من تصنيف السمندر.

ويستوطن أكثر من ٢٠ نوعًا من سمندر الماء مجاري أنهار الأبلاش في شرق أمريكا الشمالية؛ حيث كثيرًا ما تتداخل في هذه الأماكن مع عدد مماثل من أنواع السمندرات الأخرى، ولعل إعادة غزو تلك المواطن المائية هي التي مكنت سمندر الماء من استثمار مساحة مفتوحة، أو مجالات للتكيف في تلك المنطقة الجغرافية المكتظة بالفعل بالسمندرات الأرضية، ويكمن أحد الأدلة التطورية بشأن سبب قدرة السمندرات المائية على العودة إلى أنماط الحياة المائية، في الوقت الذي لم تتمكن فيه بعض الجماعات الأخرى من السمندرات من ذلك في بعض الاعتبارات الجنينية. (انظر الـ**Bolitoglossini** في الشكل ٥-٩).



الشكل ٥ ـ ٩

تصنيف الخواص للسمندرات، والمستند في المقام الأول إلى تسلسل النوكليوتيدات من دنا المايتوكوندريا والأنوية (تشيبنديل وزمـلاؤه، ٢٠٠٤). تـشير الفـروع السوداء إلى خطوط النسل المرجح أنها كانت ثنائية المراحل في نمو اليرقـات (أي يظهر بها مرحلة مائية) كما رجحتها تحاليل تصنيف الخواص، وتـشير الفـروع الرمادية إلى خطوط النسل ذات النمو المباشر (أي بدون مرحلة اليرقات المائيـة)، وتبين الرسوم الدائرية الترجيح النسبي لهذين البديلين من أنماط الحيـاة وإعـادة بنائها في العقد الداخلية المختلفة في شجرة التصنيف.

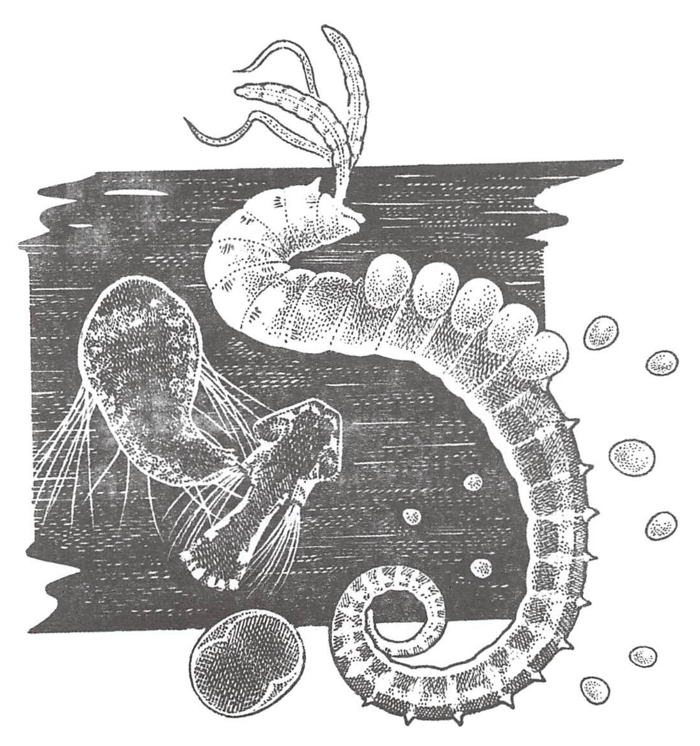
وقد احتفظ كل الأعضاء من حزم السمندرات المائية (بما في ذلك أسلافهم الذين نموا نموًا مباشرًا) بجهاز تنفسي من الصفائح العظمية **Hyobranchial** (جسم خيشومي)، يعد ظاهرة رئيسية للتنفس المائي ليرقات السمندر، ولعل هذا التكيف المسبق الملائم لأسلوب الحياة المائي كان شرطًا عضويًا مسبقًا، وهو الذي مكن يرقات السمندر المائي "ديزموجناثيني" من العودة إلى تيارات الماء، ومن ثم الهروب من المنافسة الشديدة المفترضة مع السمندرات التي تنمو نموًا مباشرًا على الأرض؛ بناء على ذلك كان التراجع التطوري لسمندرات الماء إلى دورة الحياة ثنائية الأطوار البدائية تقدمًا تطوريًا استثنائيًا أيضا، وكان عاملاً أساسيا في نجاحها الإيكولوجي الحديث في مجاري الأبلاش المائية.

وتشكل دورة الحياة ثنائية الأطوار لسمندرات الماء مثالاً آخر على كيفية فقدان ما يبدو أنه نمط ظاهري معقد، وقابل بصفة مبدئية للتكيف، ثم كيفية استعادته بعد ذلك من خلال عملية تطورية أخرى؛ بمعنى: كيف يمكن في بعض الأحيان انتهاك قانون "دولو"، ويمكن العثور على أمثلة أخرى مشابهة في هذا الكتاب كما في أشكال أصداف القواقع والعصي السيارة المجنحة (في الفصل ٢).

تأريخات ثنائية الأوجه لحياة اليرقات البحرية

يمكن وصف أنماط حياة اليرقات البحرية اللافقارية التابعة إلى مجموعات تصنيفية عديدة بأنها تقع ضمن إحدى فئتين متميزتين: يرقات تتغذى على مح بيضها (يرقات مُحية التغذية) **Lecithotrophy**، وهي يرقات لا تتغذى من الخارج، وتحصل على تغذيتها من صفار (مح) بيضها الكبير نسبيًا، ويرقات تأتي من بيض صغيرة لا يوجد به مخازن أغذية (مح)، (يرقات حرة التغذية) **Planktotrophy**، وهي يرقات تحصل على غذائها أثناء تجوالها على غير هدى في البحر، وترتبط مجموعات مناسبة من المزايا المادية والسلوكية والتطورية مع كل من هذين

البديلين من أساليب الحياة، على سبيل المثال، نظرًا لحصولها على إمداداتها الغذائية المعدة مسبقًا، فعادة ما تكون اليرقات محية التغذية سريعة النمو، ومبسطة عضويًّا (لأن التكيفات المعقدة للتغذية ليست مطلوبة)، ونظرًا لسرعة نموها، وحركتها المحدودة، فإن قدراتها على الانتشار محدودة أكثر مما تفعل اليرقات حرة التغذية، ولهذه الخصائص بدورها تداعيات تطورية أخرى منبثقة منها؛ مثل حجم القبضة (ما يمكن الإمساك به)، والمدى الجغرافي الذي تنتشر فيه، ومعدلات تدفق الجينات بين التجمعات ذات المواصفات نفسها (وعادة ما تكون كلها أكبر في الأنواع حرة التغذية)، وأما معدلات التميز ونشوء نوع جديد فتميل في الغالب إلى أن تكون أكبر في الحزم التي لها يرقات محية التغذية.



دودة بندكتي المشعرة

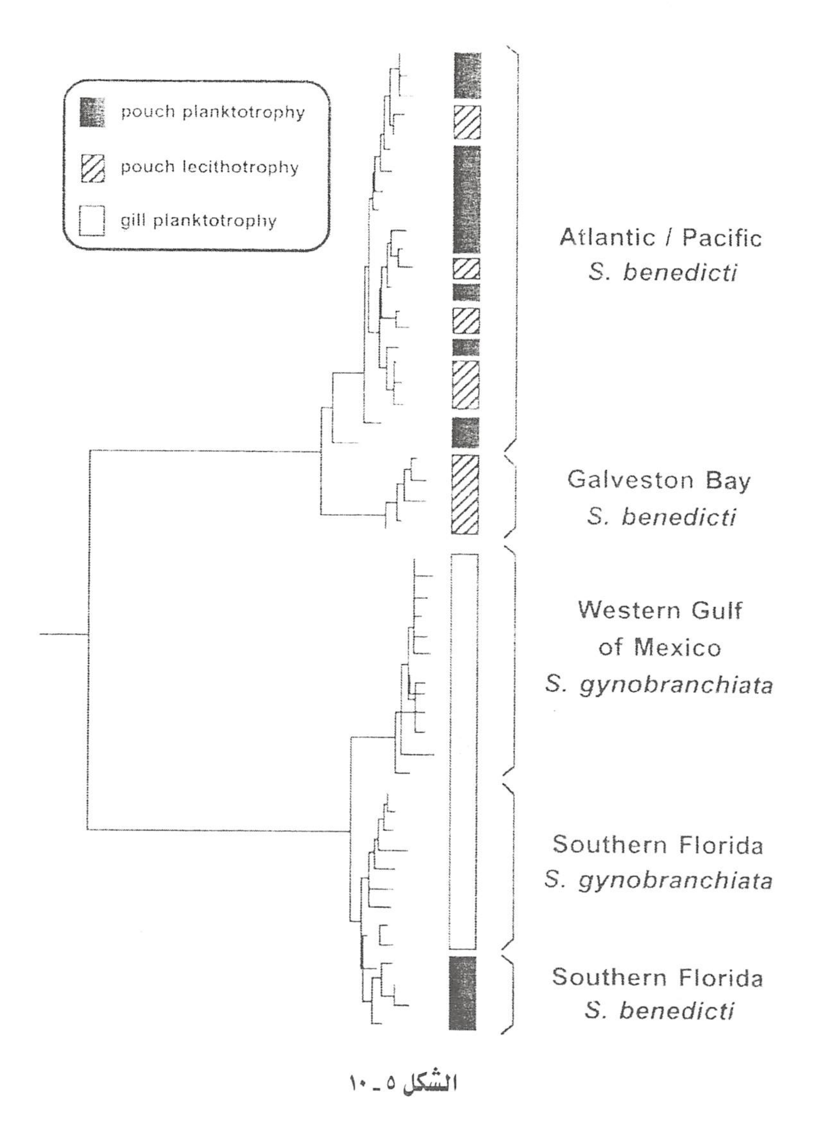
وكانت الرؤية التقليدية بالنسبة لمعظم مجموعات اللافقاريات البحرية تقول: إن أسلوب حياة التغذية الحرة هو نمط السلف الذي تطورت منه التغذية المحية بشكل متكرر، على سبيل المثال أظهرت تحليلات تصنيف الخواص أن محية التغذية تطورت على الأرجح من حرة التغذية أربع مرات على الأقل في مناسبات مستقلة في أسماك الأسترينيد **Asterinid starfish** النجمية (هارت وزملاؤه **Hart et al.**، ١٩٩٧)، ويمكن فهم هذه الميول بافتراض أنه إذا حدث وفقدت أنظمة التغذية المعقدة من إحدى السلالات فيصعب استعادتها مرة أخرى من خلال التطور.

ومن ناحية أخرى تم تحديد الحالات المحتملة (على سبيل المثال في قواقع ليتورينيد **Littorinid** وكاليبترايد **Calyptraeid**)، التي أعيد تطور أسلوب تغذية يرقاتها في السلالات عديمة التغذية. (ريد **Reid** ١٩٩٠، وكولين **Collin** ٢٠٠٤)، وكانت هذه النتيجة واضحة بصفة عامة من تحليلات تصنيف الخواص في عدة فروع من الفقاريات (بما في ذلك الرخويات **Mollusca**، وشوكيات الجلد **Echinodermata**، والعلقيات **Annelida**)؛ ذلك أن أنماط نمو اليرقات يمكن أن تتحول بسرعة في الزمن الجيولوجي، ومن ثم فهي ليست دائمًا مقيدة تطوريًّا بشدة.

وقد تم التعرف في الواقع على عدد من الحالات التي وجد فيها كل من نمط التغذية بالمح، والتغذية الحرة معًا كبدائل من تاريخ الحياة في أحد الأنواع التصنيفية، ولهذا الوضع المعروف باسم متحولة المواليد "بيسيلوجوني" **Poecilogony** أهمية علمية خاصة؛ حيث أمكن عمليًا رصد هذا التبدل بين الأوضاع التطورية لليرقات، وتقدم دراسات تصنيف الخواص لإحدى هذه الحالات التي تضمنت الديدان البحرية المشعرة **Polychaete** ستربلوسبيو بندكتي **Benedicti Streblospio** نموذجًا جيدًا عن إمكان التوسع في تحليلات تصنيف الخواص إلى المستوى التطوري الدقيق **Microevolutionary** للمساعدة في التدقيق في التحولات التطورية الحديثة في تكتيكات تاريخ الحياة.

وقد استخدم شولتز وزملاؤه .Schulze et al (٢٠٠٠) تسلسل دنا المايتوكوندريا لتقدير الأصول التصنيفية الداخلية المحددة لعدد من الكائنات الموجودة في أمريكا الشمالية كان قد تم تصنيفها تقليديًا إلى بندكتي **S. benedicti**، ثم طابق حدوث ثلاثة أنماط بديلة لتطور اليرقات على شجرة التصنيف (الشكل ٥-١٠)، ولمعظم الإناث في هذه التجمعات على طول الساحل الأطلسي أسلوب تغذية حر **Planktotrophy** قائم على أساس وجود كيس للتخزين، يوضع فيه مئات من البيض في أكياس صغيرة على ظهور الإناث، ومنه تخرج اليرقات حرة التغذية، وتطلق معظم الإناث من خليج المكسيك أيضًا أعدادًا كبيرة من اليرقات حرة التغذية، ولكن في هذه الحالة يتم تخزين البيض الصغير في الخياشيم (حرة التغذية الخيشومية **Gill-based planktotrophy**)، وفي المقابل تحتفظ الإناث على ساحل المحيط الهادئ بأعداد قليلة من البيض الكبير في حقيبتها الظهرية، وتخرج منها يرقات محية التغذية (محية التغذية الحقيبية **Pouch-based lecithotrophy**). كما يظهر هذا النمط الأخير لتاريخ حياة اليرقات، في عدد قليل من الإناث في خليج المكسيك وعلى طول ساحل المحيط الأطلسي.

واستخلصت عدة استنتاجات من هذه العملية وغيرها من الملاحظات العملية؛ أولا، وكما يمكن الاستدلال عليه من ضحالة الأعماق المتطورية لكل من هاتين الحزمتين الرئيسيتين في شجرة التصنيف (الشكل ٥-١٠) فإن التغييرات في نمط تاريخ حياة اليرقات، وكذا البنيات الظاهرية، يمكن حدوثهما بسرعة كبيرة؛ بناء على ذلك، يجب أن تكون هذه الصفات التطورية لدنة للغاية في هذه الشوكيات، ثانيًا: أشارت الدراسات التجريبية إلى أن التبديل بين أنماط تواريخ حياة اليرقات لا يمكن إحداثه عن طريق تغيير الظروف البيئية؛ مثل المواد الغذائية، أو درجة الحرارة، أو مدة الإضاءة، مما يعني ضمنًا أن هناك آليات وراثية قوية وراء هذه الأنماط التطورية، ثالثًا: إن وجود التداخل الوثيق بين التغذية الحرة



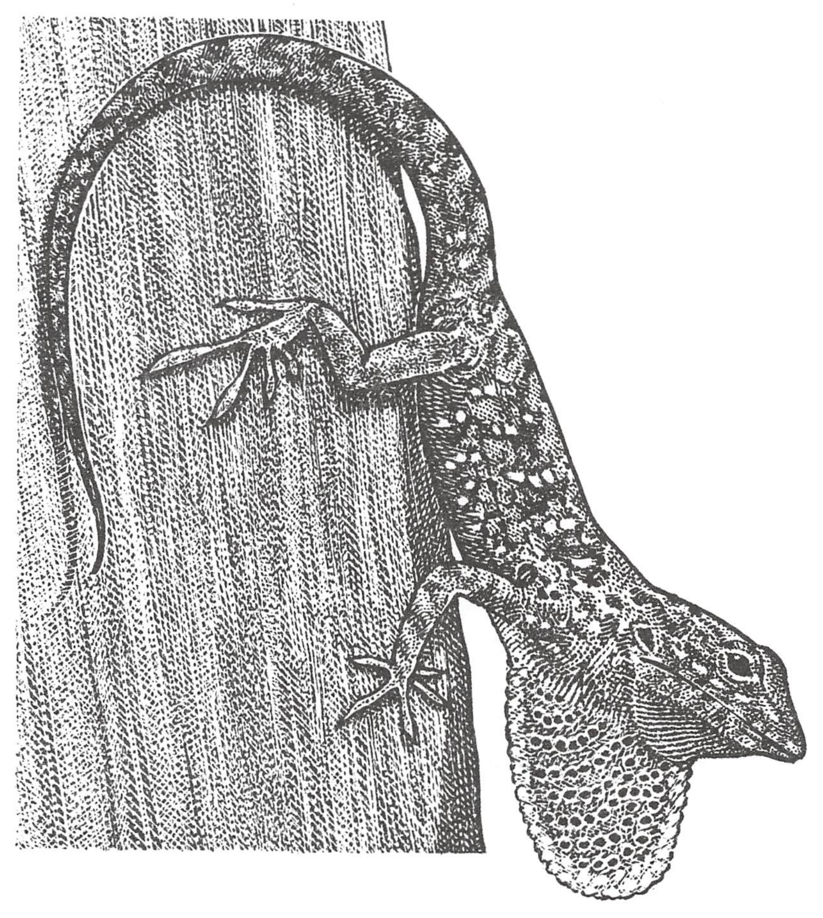
الشكل ٥ ـ ١٠

شجرة تصنيف جزيئية مبنية على أساس تسلسل دنا المايتوكوندريا للديدان البحرية المشعرة polychaeles التي وصفت سابقًا بأنها أنواع متماثلة (شولتز وزملاؤه، ٢٠٠٠)، كما يبين الشكل أيضًا- بجوار الشجرة- حالات حدوث الأنماط البديلة لنمو اليرقات، وإعادة تصنيف الأنواع بعد المراجعة (انظر النص).

والتغذية بالمح. (وكذلك بين حمل أكياس البيض على الظهر، مقابل الحمل الخيشومي) في أجزاء من شجرة التصنيف جعل من المستحيل التحديد المؤكد عما إذا كانت تحولات النمط التطوري تحدث في اتجاه معين أكثر من غيره، رابعا: ونظرًا لوجود انقسام عميق وواضح في شجرة تصنيف دنا المايتوكوندريا، ولأنه ميز معظم العينات المعنية من جنوب فلوريدا وخليج المكسيك عن تلك التي تم جمعها من أماكن أخرى، فقد أثيرت الشكوك حول احتمال حدوث انفصال بيولوجي- جغرافي **Biogeographic** (منذ حوالي ١٠ ملايين سنة مضت) (وكذلك التوسعات الحديثة في مجال الانتشار أو النقل بواسطة الإنسان قد يكون السبب في الخروج أحيانًا عن هذا النمط الأساسي لاختلاف التصنيف الجغرافي **Phylogeographic**).

أثارت هذه النقطة الرابعة قضية أخرى أيضًا بشأن حدود الأنواع؛ فقد كشفت إعادة الاختبارات المتمحصة لعديد من الأنواع الأخرى من اللافقاريات البحرية التي وصفت في البداية بأنها متحولة المواليد **Poecilogenous**، عن وجود أنواع خافية أو شقيقة، مما يشير بدوره إلى أن التبدلات في نمط نمو اليرقات نفسه قد يؤدي إلى العزلة الإنجابية ونشأة أنواع جديدة؛ كيف يمكن مطابقة الحواجز الإنجابية على خريطة التصنيف في الشكل٥-١٠؟ لحسن الحظ، يمكن تربية الشوكيات **Streblospio** وتزاوجها في المختبر، ويمكن اختبار توافقها الإنجابي تجريبيًا، وقد أظهرت هذه التحليلات التي أجراها شولتز وزملاؤه وجود مجموعتين غير متوافقتين تناسليًا (ومن ثم هما نوعان بيولوجيان منفصلان) داخل ما كان مصنفًا من قبل باعتباره "بندكتي" **S. benedicti**؛ علاوة على ذلك فإن هذين النوعين البيولوجيين (تمت إعادة تسمية أحدهما جينوبرانكياتا **S. gynobranchiata**) يتفقان إلى حد بعيد، وإن لم يكن بشكل كامل، مع الحزمتين الأساسيتين المسجلتين في شجرة تصنيف دنا المايتوكوندريا (الشكل ٥-١٠).

تفرق التكيف في سحالي الجُزر



سحلية أنولي الكوبية البنية

إن الهدف العام في عديد من تحليلات تصنيف الخواص هو تقدير الأدوار النسبية للانتقاء الطبيعي "الحتمية الانتقائية"، فى مقابل غموض الماضي الحاد

(المصادفات التاريخية) بشأن تشكيلهما لوجود ترتيبات خصائص بيولوجية معينة في الوقت الحاضر، وكما سيتضح من هذا القسم يمكن في بعض الأحيان إجراء هذه التحليلات حتى على مستوى المجتمعات الإيكولوجية.

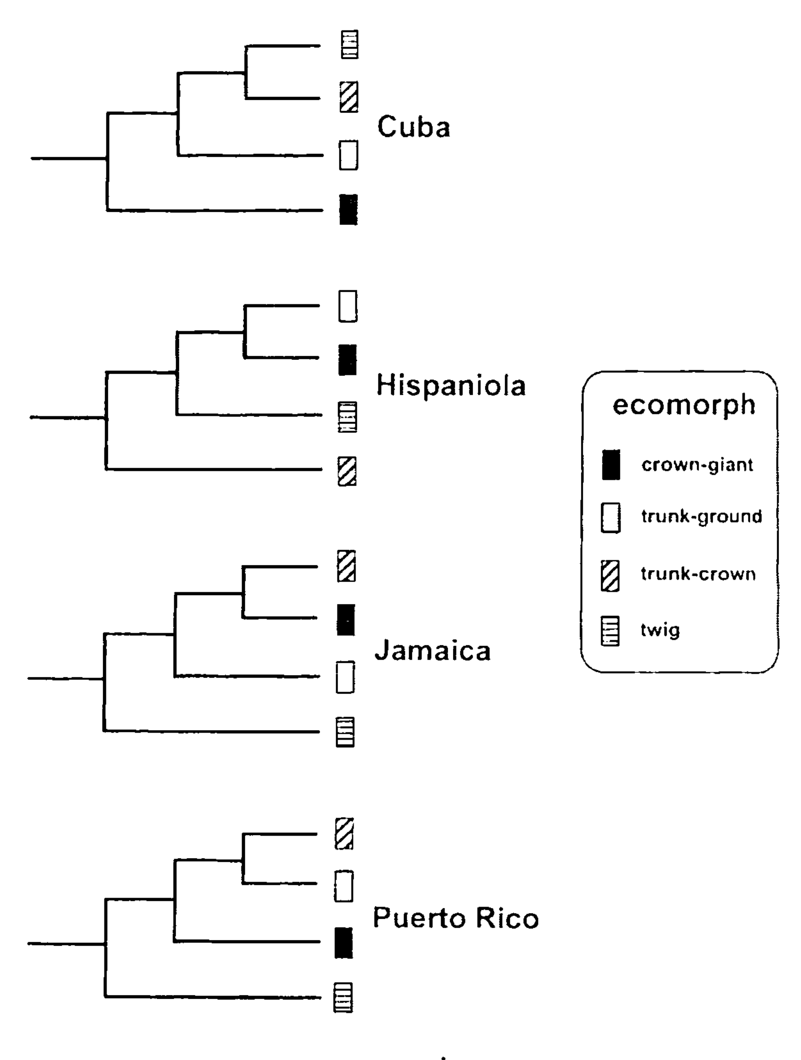
تعد سحالي أنولي **Anolis** أحد العناصر البارزة في تشكيلة الحيوانات الفقارية في مختلف جزر البحر الكاريبي، وكثيرًا ما تتعايش عدة أنواع مميزة مورفولوجيًا في مساحة معينة ولكنها تختلف في أسلوب استخدام الموارد المعيشية. على سبيل المثال تضم تجمعات السحالي على كل من الجزر الأربعة الرئيسية في جزر الأنتيل الكبرى (كوبا وهيسبانيولا (هايتي وجمهورية الدومينيكان) وجامايكا وبورتوريكو) أنواعًا تمثل ما لا يقل عن أربعة من الأنماط الإيكولوجية "**Ecomorphs**" التالية (التي سميت تبعًا لطبيعة المحيط المعيشي الدقيق **Microbabitat** الذي تستخدمه كل منها): شجيرية عشبية **Grass-bush** أو غصنية **Twig**، أو جذعية أرضية **Trunk-ground**، أو جذعية **Trunk**، أو جذعية قممية **Trunk-crown**، أو عملاقة قمم الأشجار **Crown-giant**، ومما لا شك فيه أن وجود هذه الفوارق سهّل تعايش عدة أنواع من السحالي حاليًا معًا على أي من هذه الجزر، أما كيف وجدت تلك الأشكال الإيكومورفية؟ فتلك قصة أخرى، ويمكن التعرف عليها من خلال تحليلات تصنيف الخواص.

أحد هذه الاحتمالات هو أن كل نمط من الأشكال الإيكومورفية تطور مرة واحدة فقط، ثم انتشر بعد ذلك إلى جزر متعددة، إما عن طريق أحداث استيطانية قديمة، وإما عن طريق سلف ممثل قديم **Ancient vicariance** (بمعنى سلف مشترك واحد لكل شكل إيكومورفي، سكن إحدى كتل الأنتيل التي تمزقت في وقت لاحق إلى عدة جزر منفصلة)، إذا كان الأمر كذلك فالأنواع التي تمثل فئة معينة من أنواع الأشكال الإيكومورفية ينبغي أن تكون لصيقة القرابة ببعضها البعض،

بغض النظر عن الجزر التي تحتلها الآن، يتمثل الاحتمال الآخر فى أن يكون كل شكل من الأشكال الإيكومورفية قد تطور بشكل مستقل في الجزر المختلفة، وفي إطار هذه الفرضية فإن الأنواع التي تقطن جزيرة معينة قد تكون في غالب الأمر أقارب لبعضها البعض تطوريًا، بغض النظر عن الفئات التي تمثلها من أنواع الأشكال الإيكومورفية.

وفي محاولة للتفرقة بين هذه الاحتمالات المتنافسة استخدم جوناثان لوسوس وزملاؤه **Jonathan Losos and his colleagues** (١٩٩٨) أسلوب تسلسل دنا المايتوكوندريا لتقدير التصنيف لأكثر من ٥٥ نوعا من سحالي الأنوليس الكاريبية من المتميزين بخاصية النمط الإيكومورفي، وقد اتضح عدم وجود علاقة وثيقة بين الأفراد من الطبقة ذات النمط الإيكومورفي نفسه، مع وجود بعض الاستثناءات القليلة من جزر مختلفة، كذلك لم تشترك أي فئة إيكومورفية فى خط نسل أحادى التصنيف مع أي فئة أخرى، وبدلاً من ذلك كانت الأنواع الممثلة لمختلف الأنماط الإيكومورفية ممثلة بشكل شبه عشوائي ضمن أطراف الأفرع لشجرة التصنيف.

وقد أوضحت هذه النتائج بشكل قاطع أن المجموعات المماثلة من الأنماط الإيكومورفية من السحالي، تطورت بشكل متكرر على جزر البحر الكاريبي؛ علاوة على ذلك رجحت إعادة الهيكلة بناءً على تصنيف الخواص أن عديدًا من التحولات بين السلالات (على الأقل في ١٧ منها) من الأنماط الإيكومورفية، حدث أثناء عملية التطور، ويحتمل أنها اختلفت في تسلسلها الزمني من جزيرة إلى أخرى (الشكل ٥-١١). على سبيل المثال تبين أن الأنواع التي تمثل كلاً من الأنماط الإيكومورفية الجذعية القممية والغصنية، أنها أصناف شقيقة في كوبا، ولكن لكل منها أقارب لصيقة القرابة من بين الأنواع التي تمثل أيًا من "الجذعية الأرضية" أو "العملاقة القممية" في الجزر الأخرى التي شملتها الدراسة.



شكل ٥ ـ ١١

موجز لعلاقات التصنيف الجزيئية بين أنواع سحالى الأنولي. يمثل أربعة أنمــاط إيكومورفية متميزة. تتعايش فى أربــع جــزر كاريبيــة (لوســوس وزمــلاؤه ١٩٩٨)، ويلاحظ أن التوزيع التصنيفي الطبوغرافي لهذه الأنماط الإيكومورفية يختلف من جزيرة إلى أخرى.

ويتباين بشدة انتشار الأنماط الإيكومورفية في تصنيف الصفات الجزيئي للسحالي مع كيفية تجميع هذه الأنواع مع بعضها البعض من حيث الشكل العام وأفضلياتها فيما يتعلق بالأبعاد الدقيقة للمناخ المعيشي العام **Microhabitat**، تلك السمات الأخيرة (التي تعكس أبعاد المجموعات) اجتمعت مع كل الأنواع الممثلة لكل نمط إيكومورفي في خريطة تصنيف الصفات[١] **Phenogram**؛ بغض النظر عن أي جزيرة من جزر البحر الكاريبي تستوطنها (لوسوس وزملاؤه **Losos et al.**، ١٩٩٨).

تشير هذه النتائج في مجمل الأمر إلى أن للانتقاء الطبيعي عمومًا تأثيرًا أكبر من المعوقات التاريخية في تشكيل تجمعات سحالي الأنولي الإيكولوجية في الوقت الحاضر على الجزر الكاريبية، وبغض النظر عن الجزيرة نفسها، وأيًا كانت الأشكال المحتمل حدوثها في أثناء تداخل (تطعيم) خطوط النسل فإن الانتقاء الطبيعي (ربما من خلال التفاعلات التنافسية إلى حد كبير) قد أثر في تشكيل تجمعات السحالي في مجموعات متناسقة من الأنماط الإيكومورفية المميزة التي تتقاسم قاعدة الموارد المتاحة على نحو فعال، ومن ثم، وعلى الرغم من بقاء عدم الوضوح التاريخي للتقلبات التي حدثت مع مرور الوقت ضمن التركيب الوراثي الجزيئي لسحالي الأنولي في منطقة البحر الكاريبي، فإن حتمية الانتقاء الطبيعي (الحتمية الانتقائية) لعبت دورًا رئيسيًا في الانتشارالإشعاعي (المتفرق) للتكيفات، وتشكيل طبيعة تجمعات هذه الحيوانات.

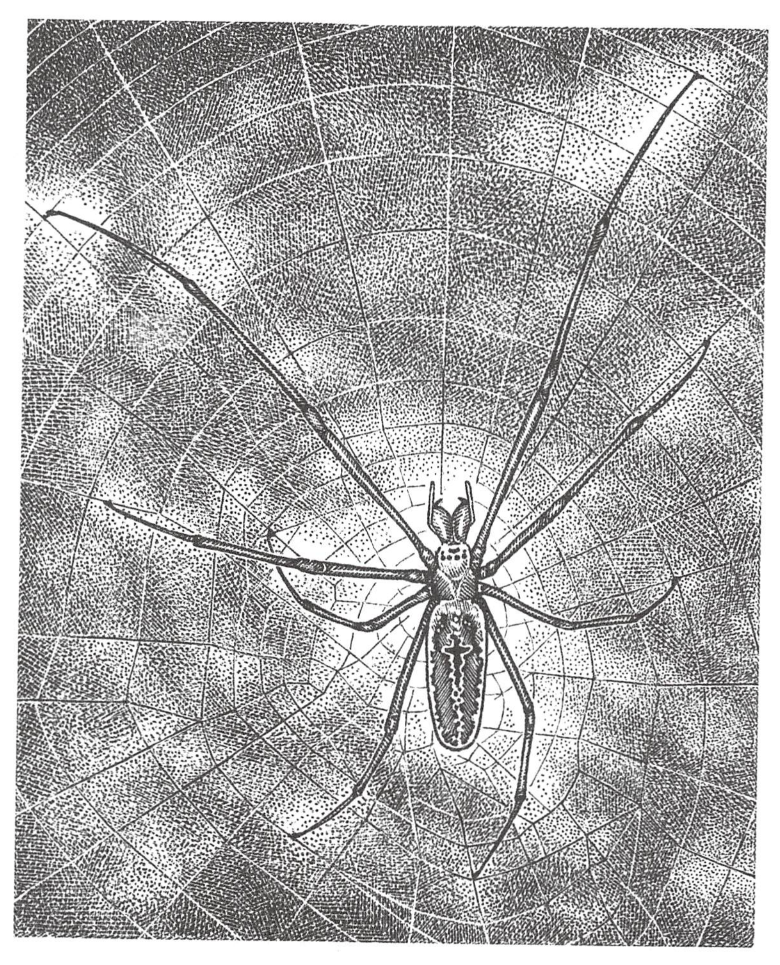
سلوكيات بناء شبكة العناكب

تعد شبكات العناكب أشكالاً تصنيفية خارجية (خارج الكائن). مثلها في ذلك مثل أعشاش الطيور (انظر أعشاش الطيور في الفصل الرابع)، وكما في أعشاش

---

(١) رسم تخطيطي يبين العلاقات التصنيفية بين الكائنات الحية على أساس التشابه العام في العديد من الصفات دون النظر إلى التاريخ التطوري.

الطيور أيضًا فإن شبكات العناكب تظهر تنوعًا معماريًّا كبيرًا، نشأ عن تغيرات جينية عبر الزمن التطوري، في سلوك تلك الحيوانات الفطري بشأن تصميم البناء. وهكذا، فإن شبكات العناكب ذاتها؛ مثل أعشاش الطيور، يمكن اعتبارها تتطور حقًّا، تمامًا كما يحدث في تصنيفات النوعية الداخلية؛ مثل الخصائص التشريحية والكيميائية للكائن.



العنكبوت ذو الفك الطويل

يتكون حرير العناكب الذي ينتج في غدد البطن من مادة بروتينية تخرج كسائل يتصلب بعد ذلك بسرعة ويتحول إلى خيوط مطاطية ذات متانة فائقة (يستدل على ذلك من استخدام بعض الشعوب لخيوط حرير بعض العناكب الاستوائية في صيد الأسماك)، وتخرج العناكب الحرير من عدة فتحات لقنوات بالقرب من فتحة الشرج، وهي ست أو ثماني زوائد صغيرة معدّلة معروفة باسم "المغازل"، تقوم بتشكيل الخيوط لتصنع منها الشبكات المعقدة، وتتميز بنية شبكة العنكبوت بأنها محددة وذات نمط خاص بكل صنف، ويتفاوت التصميم الهندسي للشبكات عبر الأنواع؛ من خطوط عشوائية ممتدة، وشبكات بسيطة، إلى مدارات معقدة متطورة وأقماع، إلى شبكات مزخرفة رائعة، يجب بالتأكيد إدراجها ضمن أجمل أعمال الفن الطبيعي.

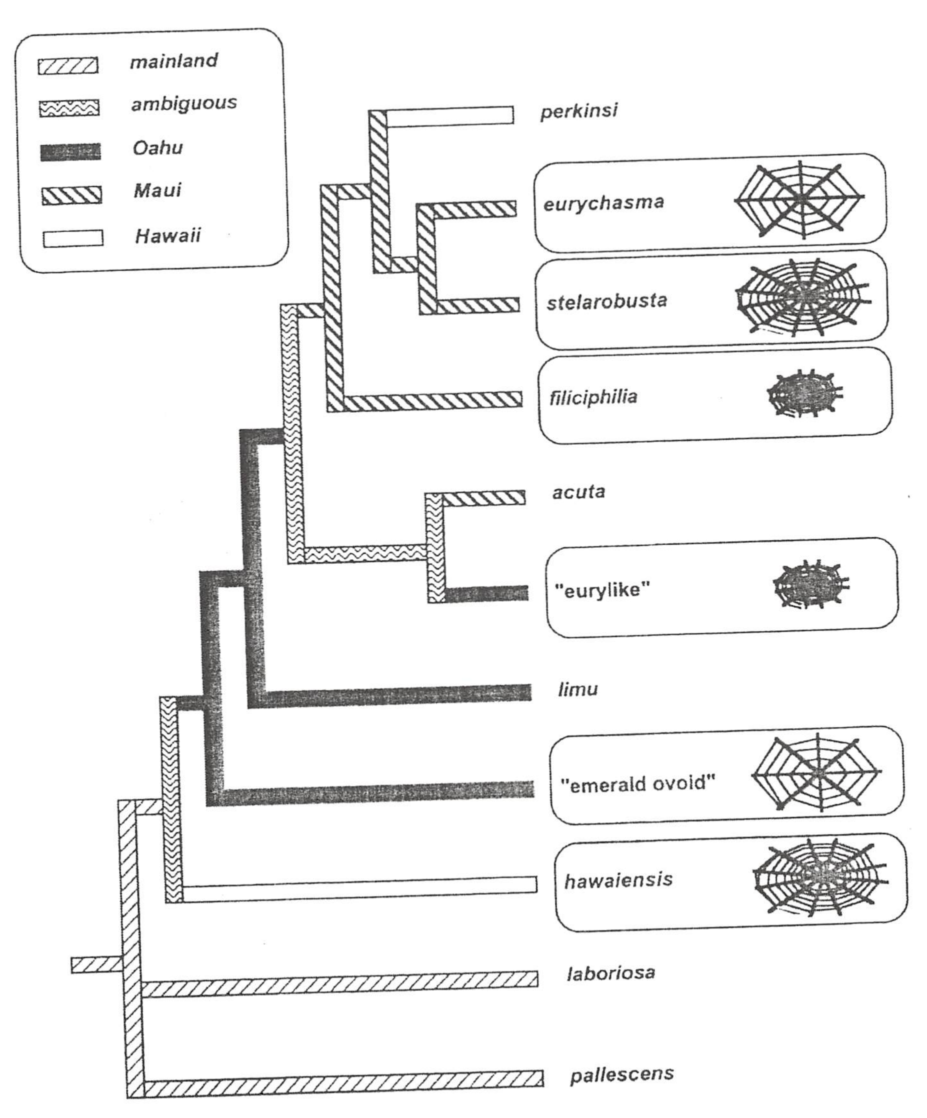
ولا تصمم شبكات العنكبوت من أجل شكلها الجمالي، ولكن من أجل الأداء الوظيفي المتمثل في المقام الأول في صيد فرائسها من الحشرات وغيرها من اللافقاريات، مما يطرح سؤالاً جوهريًا: هل تعكس التصاميم المختلفة للشبكات، في أي مجموعة تصنيفية معينة من العناكب، مطالب وظيفية متنوعة لحياتها المعاصرة في الأنماط الإيكولوجية المتباينة؟ أو بدلاً من ذلك هل تتبع تلك التصاميم، في معظمها، أصولاً تصنيفية في المقام الأول، بغض النظر عن الظروف الإيكولوجية المعاصرة؟ بعبارة أخرى: هل تتشكل البنيات الهندسية بمرونة بتأثير الانتقاء الطبيعي، أم أنها مقيدة بشدة بالموروثات التاريخية؟

وللبدء في معالجة هذه الأسئلة، جمع بلاكليدج وجيليسبي Blackledge and Gillespie (٢٠٠٤) تسلسلات دنا للمايتوكندريا من عدد من عناكب دائرية النسج orb-weaving من هاواي من جنس تتراجناثا Tetragnatha، ثم استخدما تقديرات التصنيف الجزيئي الناتجة (الشكل ٥ - ١٢) باعتبارها خلفية تطورية لتصور التأثيرات النسبية للانتقاء الطبيعي والقيود التاريخية على تصميم

شبكات العناكب وتفسيرها، وصنفت الشبكات فى الأنواع التي شملتها الدراسة في ثلاثة تصميمات هندسية أساسية، وتتميز كل مجموعة بكونها كبيرة الحجم في مقابل الصغيرة، و/ أو كثافة الخيوط (كثرة الألياف الشعاعية الداعمة وصغر عرض الفراغات بين العناصر الدائرية، في مقابل ألياف شعاعية أقل وعرض أكبر للفراغات)، وعندما تم رسم ذلك بجوار التصنيف الجزيئي وجدت كل من هذه الأنماط المميزة ظاهرة في أنوع العناكب الموجودة الواقعة في خطوط تناسل وحزم مختلفة للتتراجناثا (الشكل ٥-١٢)، فعلى سبيل المثال، وجدت الشبكات الكبيرة كثيفة الخيوط في كل من ستيلاربوستا **T. stelarobusta** من جزيرة ماوي، و **T. hawaiensis** من جزيرة هاواي، على الرغم من احتلال هذين النوعين لفروع متباعدة جدًا في شجرة التصنيف.

وقد خلص بلاكلدج وجيليسبي من هذا النموذج لتصنيف الخواص إلى احتمال أن يكون لكل نوع مميز **Ethotype** (أي كل فئة ذات سلوك مميز في بناء الشبكات، كما يتضح من التصميم الهندسي المتميز لشبكاتها) اثنان أو أكثر من الأصول المستقلة في التاريخ التطوري لعناكب هاواي التتراجناثا، وهكذا فإن التطور التقاربي صفة مشتركة في السلوكيات المعقدة لبناء الشبكات. مما يشير بأن للانتقاء الطبيعي دورًا مهمًا كقوة مؤثرة على تصميم بناء الشبكات، وفي الواقع هناك قليل من الأدلة على قيود تصنيف الصفات للتحولات البينية **Interconversions** في تصميم الشبكات، إضافة كما ينعكس أيضًا في حقيقة أنه حتى الأصناف الشقيقة (مثل التتراجناثا ستيلاربوستا والتتراجناثا يوريكازما **T. eurychasma**)، تبني أحيانًا شبكات من أنماط مختلفة.

ويحتاج الأمر إلى بحوث إضافية لتوثيق الشكل المعين للانتقاء الذى لعب دورًا مهمًا واضحًا تمامًا، في تشكيل البناء الجيني الكامن وراء تصميم الشبكات، وسوف يتطلب الأمر تحليل عدة فرضيات سواء عن طريق الملاحظة أو التجربة، وعلى سبيل المثال يُعتقد أن الأنواع المختلفة من عناكب التتراجناثا تتخصص



علاقات تصنيف الخواص الجزيئية في ١١ نوعًا من العناكب الناسجة للشبكات الدائرية من التتراجناثا (بلاكليدج وجيليسبي، ٢٠٠٤)، موضح أيضًا بالشكل نطاقات انتشار الأنواع وتصميمات الشبكات.

في اصطياد مجموعات فرعية مختلفة من الفرائس الحشرية؛ لذا هنـــاك فرضـــية بديهية بأن الانتقاء الطبيعي المستند إلى توافر الفرائس أدى إلـــى تـــصميم متوقـــع للشبكات في أنواع معينة من الظروف المعيشية. ينطوي الاحتمال الثاني علـــى أن الانتقاء الطبيعي للعناكب بناء على مخاطر معينة للافتراس في ظـــروف معيـــشية محددة، والتي قد تختلف كما هو متوقع تبعا لتصميمات بناء الشبكات، ولا يبدو هذا الافتراض محتملاً في أرخبيل هاواي؛ بسبب غيبة كثير من الحيوانـــات المفترســـة الشائعة من أرض تلك الجزر؛ كما أن الحيوانات المفترسة على الأرجح في هاواي (الطيور التي تمتص الرحيق) تصطاد فرائسها خلال ساعات النهار عندما تكـــون هذه العناكب الليلية قد أزالت نسيجها. هناك أيضا فرضية ثالثة أكثر إثـــارة للاهتمـــام، وهي أن الانتقاء الجنسي قد يكون لعب دورًا في تشكيل تطور تصميم شبكات العناكب.

جدير بالذكر أن المغازلة والتزاوج في عناكب التتراجناثا تجـــري علـــى الـــشبكة نفسها، وهكذا ربما دعمت تفضيلات التزاوج البناء الهندسي للشبكات، إذا كان ذلك صحيحا فربما كان أحد الوظائف الإيكولوجية لتـــصميم الـــشبكات، هوالإحـــساس الجمالي، ولكن ليس بالنسبة إلى عيون الإنسان بالطبع، ولكن بالأحرى إلى العيـــون المتعددة (عادة ثمانٍ) التي يمتلكها الزوج المنتظر.

أنماط حياة الحزاز[١]

التعايش التكافلي **Symbiosis** (مشتق من كلمة **Syn** اليونانية بمعنـــى: معـــا، و**Bios** بمعنى: العيش أو الحياة)، وهو مصطلح يستخدم لوصف نوعين يتعايـــشان معا دون إيذاء بعضهما البعض، ويمكن أن يشمل ذلك أيًـــا مـــن: علاقـــة حياديـــة **Neutralism** (٠ ، ٠)، ولكنها تعبرعادة عن حالات يستفيد منها أحـــد الأطـــراف

(١) كائن حي ينشأ من التعايش التكافلي بين فطر وطحلب. وينمو على الصخور وجذوع الأشجار.

على الأقل، أو تطاعم Commensalism (+ ، ٠)؛ حيث يستفيد أحد الأطراف فقط، أو الثنائية الإلزامية Mutualism (+ ، +) ، أو تعايش تعاوني غير إلزامي Non-obligatory protocooperation (+ ، +)، والسائد هو أن أشكال التعاون التي تتضمن تبادل المنفعة تميل في كثير من الأحيان إلى البزوغ تدريجيًا من علاقة حيادية أو متعارضة، خلال التطور المشترك لتفاعل الأنواع مع بيئتها المعيشية، وتشمل إحدى أبرز صور التعايش التكافلي الشراكة الحميمة بين طحلب وفطر ليتكون الحزاز، وفي ظل هذه العلاقة يحدث ضم متبادل، وتوفر الفطريات عادة البيئة الداعمة، على حين تأتي الإمدادات الغذائية من التمثيل الضوئي للطحالب.

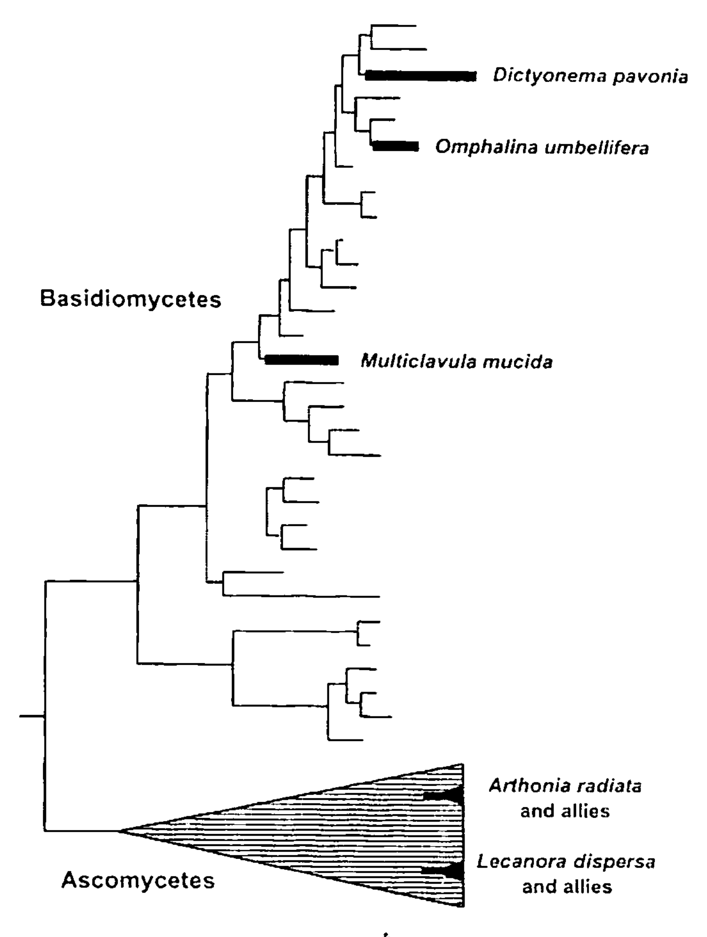
على أية حال يمكن للطحالب في بعض أنواع الحزاز أن تعيش من دون الفطريات، والعكس صحيح، وبناء على ذلك يمكن أن تمثل بعض الحزازيات ما يسمى بظاهرة ما قبل التعاون Protocooperation بدلا من تبادل المنافع الصريح، وعلاوة على ذلك فلا تستبعد إمكانية التفاعلات السلبية في بعض حالات المشاركة بين الفطريات والطحالب؛ مثل ما يمكن أن يحدث عندما يقوم فطر طفيلي بهضم بعض الطحالب المتكافلة (المتعايش معها)، وفي الواقع يوجد ضمن الفطريات التي تعيش حر، ما يمكنها من التحالف تصنيفيًا مع أصناف مختلفة لصنع حزازات مع كل من أنواع الطحالب المسببة للمرض أو الأنواع الرمية (Saprobic) (تلك التي تتغذى على المواد الميتة أو المتحللة) على حد سواء، وهناك بصفة عامة أنواع عديدة من الحزازيات، مما يعني أن فطريات وطحالب مختلفة دخلت في تلك المنظومة.

ولدراسة العنصر الفطري في المعادلات التطورية، طابق أندريا جرجاس وزملاؤه Andrea Gargas and colleagues (١٩٩٥) نمط حياة الحزاز على تصنيف جزيئي (على أساس تسلسل دنا الريبوسومات) لعشرات من الأنواع التي تمثل مجموعتين تصنيفيتين رئيسيتين، وهما: الفطريات الزقية Ascomycetes (الخمائر yeasts، والعفن molds، والمورلز morels، والكمأ truffles) والدعاميات

Basidiomycetes (ســموتس **smuts** والــصدأ **rusts**، وفطــر عــيش الغــراب **mushrooms**)، وكان الهدف من وراء ذلك مزدوجا : تحديد أقل عدد من الأصول المستقلة للفطريات لنمط حياة الحزاز؛ للتعرف على ما إذا كانت أنمــاط التعــايش التكافلي قد تطورت عن أنواع تفاعلات أكثر طفيلية.

وتتلخص نتائج تحليل تصنيف الخواص في الشكل ٥-١٣. وهــي تظهــر بشكل قاطع أن الفطريات دخلت تجمعات تكافلية مع الطحالب فيمــا لا يقــل عــن خمس مناسبات تطورية منفصلة: ثلاث مرات في حزمة ذرية الفطريات الدعاميــة (**Basidiomycete**)، ومرتان فــي حزمــة الفطريــات الزقيــة (**Ascomycete**). وفيما يتعلق بالمجموعة الأولى، فقد وجد اثنان من ثلاثة من بين الفطريات الدعامية "**Basidiolichens**" التي دُرست (**Omphalina umbellifera** و **Multiclavula mucida**) ينتجان بنيات ناجحة خالية من الطحالب، ومثل كثير من أقاربهم الذين لا يعيــشون في حزاز مثل فطر عيش الغراب، مما يشير إلى حدوث تغييرات قليلة نسبيًا أثنــاء الانتقال إلى التعايش في مثل هذه الحالات التطورية.

أما الفطر الثالث **Basidiolichen** الذي يمثلــه **Dictyonema pavonia** فهــو فطر قريب الصلة من فطريات تعفن الخشب. وله جذور تطفلية **Haustoria** (خيــوط أو أنسجة تطفلية **Hyphae** للفطريات) تتغلغل بين خلايا الطحالب المشاركة، ومقارنة بالفطريات الزقية، (انظر الشكل ٥ – ١٣) يشكل فطــر الــــ**Lecanora dispersa** أيضا جذورًا تطفلية للاتصال اللصيق مع شركائه من الطحالب، ومن بــين شــركائه التطوريين يوجد عديد من الأشكال الفطريــة الرميــة، وأخيــرا، فــإن لفطريــات الــ**Arthonia radiata** التي تدخل في تشكيل الحزازات جذورًا تطفلية تتغلغل بــشدة بين الخلايا الرمية (التكافلية) للطحالب، وعلى ذلك، يعيش هذا النوع بصفته طفيلاً – إلى حد بعيد – كما أنه عائل في الوقــت ذاتــه، عــلاوة علــى ذلــك فــإن فطــر الــ**Arthonia** يعد رفيقا تطوريًّا للمجموعات الفطرية التي تشمل مسببات الأمــراض النباتية شديدة الضرر **Virulent**، وقد أكدت الدراسة التي أجراها جارجاس وزملاؤه (١٩٩٥) فكرة كانــت محــل شــك منــذ مــدة طويلــة، بــأن فئــة الحــزاز،



الشكل ٥ ـ ١٣

خمسة أصول تطورية مستقلة عن أنماط حياة الحزاز (خطوط سوداء غليظة وحزم)، استخلصت من تحليل خريطة التصنيف التطوري للخواص المعتمدة على التصنيف الجزيني لحوالي ٧٠ نوعًا من الفطريات (جرجاس وزملاؤه، ١٩٩٥)، وقد شملت التحليلات الأنساب الحالية التي تمثل أكثر من ٣٠ جنسًا شملها البحث من الدعاميات (الأنساب موضحة في التفاصيل أعلاه)، كما شملت أكثر من ٤٠ جنسًا من الفطريات الزقية (الأنساب مبينة في شكل الموجز في الحزمة الموضحة في الجزء السفلي). تظهر في هذا التصوير تشعبات كل من *Arthonia radiata* و *Lecanora dispersa* وأشباهها، منغمسة بعمق داخل حزمة الفطريات الزقية.

على الرغم من أنها مجدية من الناحية الإيكولوجية، فإنها ليست وحدة متماسكة من حيث الأصل التصنيفي. كما وضحت الفكرة القائلة: إن نمط حياة الحزاز حالة مستحدثة انبثقت من أنماط متعددة من ترابط السلف، وأن التقدم لا يتجه دائمًا من تحول التطفل العدواني إلى منفعة متبادلة ودية. وعلى الرغم من أن كلاً من الفطريات الرمّية، والمسببة للأمراض، أصبحت في بعض الأحيان تكافلية، فإنه يبدو من المرجح أن المستويات المختلفة من التعايش التعاوني وحالة ما قبل التعاون والتطفل هي حالات غير ثابتة نسبيًا ودائمة التغير من الناحية الإيكولوجية والتطورية.

وفي الواقع، تبدو التفاعلات التي تحدث بين الفطريات والطحالب في بعض مجموعات الحزاز أقرب إلى كونها نوعًا من الصراع، بدلاً من كونها تحالفًا سعيدًا. خلاصة القول: إن الحزاز يتكون من الفطريات والطحالب؛ مثله مثل غيره من أشكال تفاعلات الحياة، تبنى في الأساس على المصلحة الذاتية الانتهازية.

الفصل السادس

الصفات الخلوية والفسيولوجية والجينية

تناولت الفصول السابقة في المقام الأول دراسة تصنيف الخواص من ناحية السمات الخارجية الظاهرية- الشكل المورفولوجي، والسلوكيات، وأنماط الحياة- التي غالبا ما تكون مرئية بسهولة لعين المراقب المجردة، وسوف يبين هذا الفصل كيف يمكن لتحليلات تصنيف الخواص المقارن أن تطبق بالمثل على السمات الداخلية المجهرية؛ مثل التركيب الجزيئي للكائن، أو الوظائف الخلوية، أو وظائف الأعضاء، أو الآليات الوراثية وما يتبعها من بنيات جينية داخلية Intragenomic "منتسبة إلى الميكروبات Microbial associates" (بما في ذلك الفيروسات والعناصر الجينية التنقلية Transposable elements). وسوف ننظر، على سبيل المثال، كشفت عنه طرق تصنيف الخواص بشأن الأسس التطورية الجينية لتحديد الجنس، وتطور العين، وأشكال جسم الميتازون "metazoan" (الحيوان متعدد الخلايا)، وآليات إصلاح الدنا في الخلايا، وسوف نرى كيف طورت مختلف الأسماك إنتاج بروتينات مضادة للتجمد، والقدرة على إنتاج تيارات كهربائية، وأن يكون لها دماء حارة، وسوف نتتبع مسار التاريخ التطوري الحديث لفيروسات HIV التي تسبب مرض نقص المناعة البشرية "الإيدز". وفي الحقيقة، يمكن التعرف بدرجة أو بأخرى على أي موضوع يتعلق بالبيولوجيا الخلوية، بدءا من الكيمياء الحيوية إلى الطب وعلم الأوبئة، من خلال تحليلات تصنيف الخواص المقارن.

التخمير في المعدة الأمامية (الكرش[١])

استخدمت معظم الدراسات المشار إليها في هذا الكتاب البيانات الجزيئية كخلفية من تصنيف الخواص لتفسير التأريخات التطورية للمورفولوجيا

(١) الكرش: تتكون معدة الحيوانات المجترة من أربعة أجزاء: الكرش، والشبكية، والورقية، والأنفحة. والكرش هو الجزء الأول وأكبرها حجما.

أو للصفات الأخرى للكائنات، ويتمثل المنطق العام في أنه عندما يتم فحص أو معايرة مئات أو آلاف من الصفات الوراثية للأنواع (كما هو الحال عادة مع معرفة التسلسل في أحد البروتينات أو الدنا). فإن أي تشابه جزيئي واسع النطاق، ومعقد يكون قد لوحظ، فلا يرجح أن يكون قد نشأ من خلال تطور تقاربي، ولا بد أن يعكس بدلاً من ذلك الأصول التصنيفية الحقيقية التي انحدر منها، ومع تأسيس بناء تصنيف قوي معتمد على تحليلات الجزيئات فإن أية حالة من حالات التطور التقاربي في أشكال الكائن الظاهرية (مثل وجود كساء في الطيور أو تطور المشيمة في الأسماك، أو التكاثر بالولادة في الزواحف)، يمكن تحديدها والتعرف عليها وتفسيرها بسهولة.

ويصف هذا الجزء إحدى الحالات التي طبق عليها هذا المنطق ولكن في اتجاه معاكس، وفي إطار هذا الوضع المعكوس تم استنتاج حالة استثنائية من التطور التقاربي على المستوى الجزيئي، من خلال الرجوع إلى إطار تصنيف خواص، تم تأسيسه بأمان من الأدلة التقليدية للتصنيف النوعي (الشكل الظاهري "المورفولوجية" وغيرها). ويعد التطور التقاربي على أي مستوى من مستويات التنظيم البيولوجي مؤشرًا قويًا لأفضل تصميم تطوري ممكن (أو على الأقل التصميم المفضل حاليًا). وعندما يمكن توثيق التفاصيل المدهشة المتعلقة بالتركيب أو الوظيفة الجزيئية بقوة، في خطوط سلالات لا تنتمي إلى بعضها البعض (وعندما يمكن إقصاء عمليات انتقال الجينات الأفقي "البيني" والاحتفاظ بحالة السلف كتفسيرات محتملة)، فيمكن أن يتضح دور الانتقاء الطبيعي في تكرار تشكيل تعديلات معينة وبشكل مستقل، حتى على مستوى الأحماض النووية، أو البروتينات، أو العمليات الفسيولوجية.

ويعد التخمير في المعدة الأمامية سمة من سمات التصنيف النوعي، ومن الواضح أنها تطورت بشكل مستقل في مختلف سلالات الفقاريات؛ حيث أصبح الجزء الأمامي من المعدة (الكرش) معدلاً في الحيوانات المجترة (مثل البقر "بوس

توروس" **Bos taurus**، وفي قرود "كولوبابين" **colobine** (مثل قرد هانومان طويـل الذيل **Presbytis entellus**، وكذلك في إحدى الطيـور آكلـة أوراق النبـات مثـل ال"هواتزن" **Opisthocomos**)؛ وذلك لدعم بكتيريا التخمر التـي تـساعد الحيـوان العائل على هضم الألياف النباتية، وتتوافر الأوراق والأغصان النباتية فـي معظـم البيئات، ولكن قيمتها الغذائية منخفضة (بالنسبة إلى حجمهـا)، كمـا أنهـا صـعبة الهضم، وعلى ذلك يكون التطور المستقل للتخمر في كـرش المجتـرات، وقـرود هانومان، وطائر الهوازن (الطائر الوحيد المعروف أن لديه مثل هذه القـدرة) قـد منح كلاً منها القدرة على استغلال منوعات غذائية واسعة المدى.



قرود اللانجور "هانومان" وبقرة مستأنسة

وقد اكتشف العلماء أن هذه التحولات التطورية الثلاثة التي أدت إلى ظهور التخمير في الكرش تضمنت أيضًا تطورًا متقاربًا على المستوى تحت المجهري للجزيئات البروتينية؛ فإنزيمات اللايسوزايم **Lysozymes**، هي فئة من الإنزيمات المحللة للبكتيريا (تدمر البكتيريا) وتوجد هذه الإنزيمات بشكل روتيني في الدموع واللعاب وإفرازات أخرى في معظم الحيوانات، ووظيفتها قتل الميكروبات ذات الضرر المحتمل، وتوظف لايسوزومات معينة في الحيوانات المجترة، وقرود اللانجور **Langurs**، وطيور الهواتزن **Hoatzins**، لتلعب دورًا رئيسيًا في التخمير في المعدة الأمامية، وتقوم هذه الإنزيمات المحللة، في الجهاز الهضمي ذى درجة الحموضة العالية في هذه الحيوانات بتفتيت بكتيريا التخمر وتحليلها كلما مرت من خلال القناة الهضمية، مما يتيح للحيوان العائل (المضيف) الاستفادة من العناصر الغذائية القيمة الموجودة داخل تلك الخلايا، الناتجة من الهضم المسبق للطعام بواسطة البكتيريا، ويُقتل عديد من الخلايا البكتيرية في أثناء هذه العملية، ولكن ليس هذا هو المهم؛ فإن البكتريا تتضاعف بغزارة في الكرش، وتكون مستعمرات كبيرة جدًا، وتستمر في وجودها بسبب ما يوفره العائل لها من مكان مناسب ومئونة الضيافة في مقابل ما تقدمه البكتيريا من مساعدة في الحصول على مواد غذائية غنية من مصادر فقيرة.

وتميل الظروف البيئية في الجهاز الهضمي لكل مضيف إلى أن تكون مختلفة تمامًا عن تلك الموجودة في الدموع أو الإفرازات الأخرى التي تمثل السلف الأصلي لهذه الإنزيمات، بناءً على ذلك فإن للإنزيمات الهاضمة المعنية، التي جاءت في وقت لاحق (من التطور) لتقدم الخدمات الهضمية في الأمعاء، عدة سمات بيوكيميائية جديدة الآن (مثل انخفاض درجة الحموضة المثلى لعملها ومقاومتها لإنزيمات الجهاز الهضمي التي تفتت البروتينات)، تمكنها من العمل بشكل صحيح في مكانها المناسب في بطن العائل، وتشترك في هذه الخصائص كل

إنزيمات اللايسوزايم في أمعاء الحيوانات المجترة، وقرود اللانجور، وطيور الهواتزن، وهو يبين بالتالي كيف يمكن لجوانب جوهرية في وظيفة البروتين، أن تتطور في بعض الأحيان بشكل تقاربي في خطوط نسل متباعدة، والأمر الأكثر إدهاشًا هو مختلف التفاصيل الدقيقة الموثقة في تركيب البروتينات الكامنة وراء هذه التقارب الوظيفي، وتوجد على وجه الخصوص في كل مجموعة من الفقاريات التي تقوم بالتخمير في الكرش توليفة فريدة من خمسة أحماض أمينية مستبدلة في اللايسوزمات في المعدة، تميزها عن مثيلاتها الجنينية الموجودة في أماكن أخرى في جسم العائل نفسه، وعلاوة على ذلك فقد أظهرت تحليلات تصنيف الخواص أيضًا حدوث تسارع كبير في تطور جزيئات لايسوزمات القناة الهضمية، متزامن مع توظيف كل منها في مهامه الجديدة في معيً الثدييات والطيور.

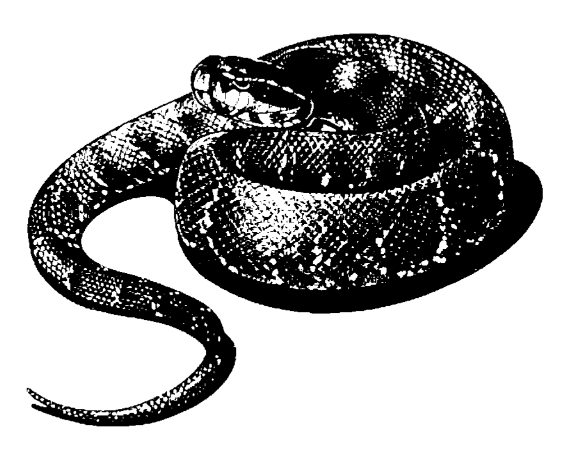
ويتسم تطور الجزيئات، بشكل عام، بأنه تطور متفرق **Divergent** في المقام الأول، بدلاً من كونه تقاربيًا، فإذا ما قورنت، مثلاً، الجينومات العامة للحيونات المجترة، وقردة اللانجور، وطيور الهواتزن، فسيتضح أن معظم الجينات المتماثلة وما تنتجه من بروتينات قد راكمت عددًا هائلاً من الاختلافات البنيوية والوظيفية عبر زمن تطوري طويل، منذ كان لهذه الحيوانات أسلاف مشتركة، وفي الواقع لو لم يكن التطور الجزيئي متفرقًا في الغالب العام لمالت التصنيفات الجزيئية إلى الاشتمال على كثير من التشويش، أكثر من احتوائها على إشارات تاريخية صحيحة، ولكانت غير مجدية لإمدادنا بمعلومات صحيحة عن الأنساب (وهذا غير صحيح بتاتًا من واقع الخبرة العملية)، ولهذا السبب بالتحديد تأتي الأهمية العلمية الخاصة للحالات العرضية من التطور التقاربي الشديد في سمات جزيئية معينة (كما في إنزيمات اللايسوزمات في كرش الفقاريات)، ولهذه السمات أهمية علمية خاصة؛ لأنها توفر أدلة دامغة على أن الانتقاء الطبيعي يمكن أن يعزز، في بعض الأحيان، عودة حدوث تلك السمات الهيكلية والوظيفية في الصفات الجزيئية (وكذلك على نطاق أوسع على المستوى العضوي).

سموم الثعابين

يوجد في العالم ما يقرب من ٣٠٠٠ نوع من الثعابين، ينتمي حوالي ٨٠٪ منها إلى فصيلة الأفعويات كولوبرويديا **Colubroidea**، وهي العائلة التصنيفية الكبرى التي تضم كافة الأصناف السامة المعروفة، وهناك عدد قليل نسبيًا من أنواع كولوبرويديا ينتج سمومًا قوية، ولكن تلك التي تفعل ذلك (مثل الثعابين المرجانية **Coral snakes**، والأفاعي المجلجلة **Rattlesnakes**) غالبًا ما تعد أمزجة قاتلة، وتفرز الثعابين السموم عن طريق غدد سامة خاصة، ومن ثم، اعتمادًا على نوع الثعابين، يتم حقن السموم في الضحايا عن طريق أحد أجهزتها؛ مثل الأنياب الأمامية الكبيرة، أو أسنان غير متمايزة نسبيًا، أو أنياب متحركة في الجزء الخلفي من الفك.

وقد حسنت التحاليل التي أجريت مؤخرًا على أساس تسلسلات الدنا وشكل البنية المقارن التقديرات العلمية لتصنيف الثعابين، ووفرت بذلك وجهات نظر تاريخية جديدة للخصائص المرتبطة بالسُمّية، على سبيل المثال ترى الأغلبية (وإن كانت ليست كل الآراء متفقة بعد) أن الغدد التي تفرز السموم، نشأت عند بداية تفرع الكولوبرويديا، وأن التهذيب التطوري (بما في ذلك خسائرمتعددة، وإحكام تصميم جهاز حقن السموم) حدث في وقت لاحق.

وقد خضعت السموم ذاتها في الآونة الأخيرة لتحليل تصنيف الخواص، ويتمثل أحد الاكتشافات فيما يبدو من نشوء كل فئة أو عائلة من السموم، كلما حدث تعديل واسع لأحد البروتينات- أو غيره- من بروتينات الجسم التقليدية وتم توظيفه تطوريًا للانضمام إلى الترسانة الكيميائية لسلالة معينة من الثعابين، وجاءت الأدلة على ذلك من تحليلات جزيئية مفصلة للسموم الحديثة للثعابين. التي ما زالت مكوناتها البروتينية، على الرغم من تغيرها بشكل كبير، تحتفظ بالصفات الأساسية



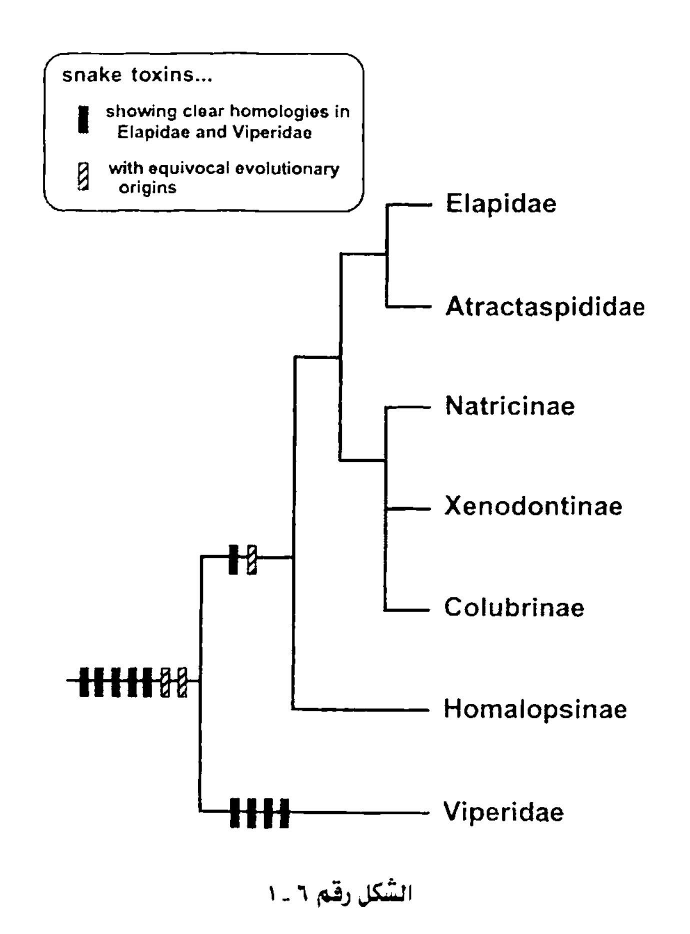
ثعبان ذو فم قطني

(أي البصمات التاريخية) لبروتينات الجسم الأصلية التي نشأت منها، وجدير بالذكر وجود عائلات عديدة من السموم المتميزة والمتنوعة، وهي تشمل فئات كيميائية حيوية؛ مثل السيستاتينات **Cystatins**، والليكتينات **Lectins**، والببتيدات المدرة للبول **Natriuretic peptides**، والبروتينات الإفرازية الغنية بالسيستيين **Cysteine**، وإنزيمات الفسفوليباز المحللة للدهون **Phospholipases** وغيرها، وغالبًا ما تتألف سموم الثعابين، بمختلف أنواعها، من أصناف متعددة من المواد السامة التي لا يؤدي وجودها معًا إلا إلى زيادة الفاعلية الإجمالية لهذه الجرعات السامة، ويشار إلى تلك الترسانة الكاملة من مختلف السموم لأحد الأنواع بـ"مجموعة سم الثعبان البروتينية" **Snake-venom proteome**.

وقد جرى التعرف في السابق على تكوين بعض السموم المختارة لبضعة أنواع من الثعابين المهمة طبيًا فقط، إلا أن الأبحاث الجزيئية الأخيرة توسعت في التحليلات لتشمل العديد من خطوط السلالات التصنيفية وأنواع السموم، ويلقى الضوء هنا على نتائج إحدى الدراسات التي أجراها فراي وفوستر **Fry and Wuster** (٢٠٠٤)، ويظهر الشكل رقم (٦-١) تصنيفًا مركبًا للخواص، تأسيسًا على عديد من الأدلة لسبع من أكبر المجموعات التصنيفية لثعابين كولوبرويديا، وتُظهر أيضًا تفسير

فراي وفوستر المتعلق بالموقع الأكثر احتمالاً لنشأة أكثر من عشرة أنواع مختلفة من السموم في أثناء تطور الثعابين، وجاءت الاستنتاجات المبدئية من المنطق التالي للباحثين وملاحظاتهما؛ أولاً: جمع فراي وفوستر وقارنا تسلسل البيانات لأنواع مختلفة من سموم الثعابين في الأنواع الموجودة التي تمثل إيلابيدي Elapidae وفايبيريدي Viperidae، وهما الفرعان الأكثر بعدًا في شجرة تصنيف الخواص للكولوبرويديا، وتتألف الإيلابيدي في معظمها من الثعابين المرجانية Coral snakes، على حين تشمل الفايبيريدي (ثعابين ذات تجاويف Pit vipers). الثعابين نحاسية الرأس Copperheads، وذوات الفم القطني Cottonmouths، والثعابين المجلجلة، ثم جادل الباحثان بأنه حتى لو كانت بعض الأنواع الموجودة في هذين الخطين التطوريين تشاركت في سموم محددة موجودة لديها (في بنياتها الجزيئية التفصيلية) مما يعد دليلاً قويًا على أنها مرتبطة الأصول التصنيفية، فلا بد أن تكون أنواع السموم هذه قد نشأت قبل تفرع الكولوبرويديا التطوري، من ناحية أخرى إذا اقتصر نوع محدد من السم على حزمة واحدة فقط أو حزمة تحتية داخل تصنيف الكولوبرويديا فسيظل الاحتمال قائمًا بأنه نشأ في وقت لاحق في هذا الفرع وحده (أو بدلاً من ذلك أنه قد فُقد بشكل ثانوي أثناء تطور السلالات الأخرى من الكولوبرويديا).

وتشير النتائج التي لُخصت في الشكل ٦-١، بصفة مبدئية إلى التالي: أولاً، إن توظيف ما لا يقل عن خمسة أنواع من السموم في "مجموعة سم الثعبان البروتينية"، قد سبق على ما يبدو حدوث التنوع والتعدد التطوري في ثعابين الكولوبرويديا، ثانيًا: ظهرت أربعة أنواع من السموم على الأقل في وقت لاحق، بالقرب من قاعدة حزمة الأفعويات، وأخيرًا توجد فئة واحدة على الأقل من السموم، ربما تكون نشأت بالقرب من قاعدة الحزمة الشقيقة للأفعويات (التي تشمل إيلابيدي)، وهناك حاجة إلى المزيد من التحليلات الإضافية للتصنيف من أجل تحديد جزيئي أكثر شمولاً لتقديم صورة عريضة كاملة وأكثر وضوحًا لتطور سموم الثعابين؛



الشكل رقم ٦ ـ ١

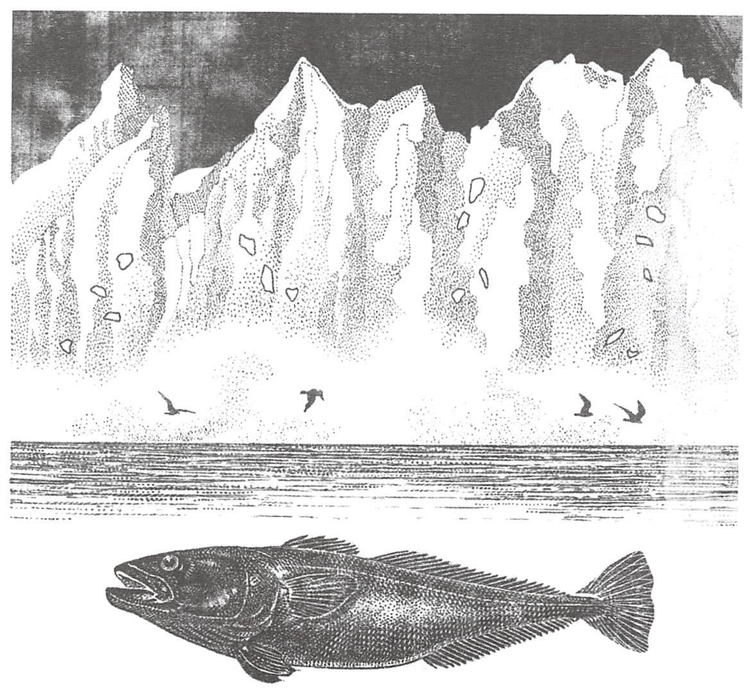
التوظيف المستنتج لـــ١٣ نوعا مختلفا من السموم من خلال شجرة تصنيف الخواص لثعابين كولوبرويديا (فراي وفوستر، ٢٠٠٤). تشير الخطوط السميكة السوداء إلى السموم التي يدعم تركيبها الجزيئي بقوة وجود تماثل واضح بين تطور إيلابيدي وفايبيريدي، وتشير القضبان المخططة إلى السموم التي لا تزال أصولها التطورية محل جدل، وقد تم فحص الأعضاء من إيلابيدي وفايبيريدي فقط في الجزء الأكبر من هذا التحليل، ومن ثم فإن التركيز الأساسي كان على الأجزاء العميقة للشجرة (وعلى هذا الأساس، لا تظهر في هذا التصنيف السموم التي قد تكون مستخدمة في السلالات المنبثقة لاحقا في تطور الثعابين).

إضافة إلى ذلك، فإن البيانات المتوفرة حاليًا تعطي إشارات قوية بشأن خريطة بروتينات السموم للسلف الأقدم لثعابين الكولوبرويديا، ويبدو أن هذا السلف الأصلي كان قد تمكن بالفعل من صنع أمزجة معقدة من الإفرازات السامة، والتي قد تتشابه في وظائفها مع الثعابين السامة الحالية، ومع فحص مزيد من السموم من مزيد من خطوط نسل الثعابين، ومع تنقيح تقديرات تصنيف الخواص (لكل من الثعابين، والسموم المعنية)، فمن المرجح تبين إضافة عديد من السموم وتعديلها وفقدانها (ربما بصفة متكررة) في أحداث متعددة عبر أوقات لاحقة من تطور الكولوبرويديا، وإذا صح ذلك فقد يتوازى النمط العام لتطور السموم في الثعابين، مع تطور الغدد التي تفرز السموم: أصول قاعدية قديمة، وكم لا بأس به من الإصلاحات التطورية اللاحقة.

البروتينات المقاومة للتجمد في أسماك المناطق الباردة

لا بد للفقاريات التي تعيش الآن في المناطق القطبية من تحمل البرودة القارسة للمحيطات التي تصل بشكل روتيني إلى ١,٨ درجة مئوية تحت الصفر، (وهي درجة الحرارة التي تتجمد بعدها مياه البحر)، ولم يكن الأمر كذلك على الدوام؛ فقد كان معظم المحيط الجنوبي، الذي يحيطه بكتل هائلة من اليابسة، وحتى حوالي ١٥ مليون سنة مضت أكثر دفئا، ولكن مع استمرار انفصال قارة القطب الجنوبي (أنتارتيكا) عن أستراليا وأمريكا الجنوبية من خلال تحركات الصفائح التكتونية، أدت التغييرات الهيدروجرافية إلى خفض مستمر لدرجات حرارة المحيط حتى وصلت إلى حالة الصقيع التى تميز القطب الجنوبي اليوم. وفي نصف الكرة الشمالي شاهدت المحيطات في خطوط العرض العالية تبريدا ملحوظا، بدأ منذ حوالي ٢,٥ مليون سنة مضت، مع حلول الحقب الجليدية على المجالات القارية الشاسعة.

وقد طورت الطيور القطبية ذات الدم الحار (مثل البنجوين)، والثدييات (مثل الفقمة والثعالب القطبية)، طبقات سميكة من الريش أو الفراء، والدهن تحت الجلد، كوسائل عازلة (حراريًّا)؛ للمساعدة في الحفاظ على درجة حرارة الجسم التي تولد داخليًّا، وفي المقابل كان على الكائنات القطبية ذات الدم البارد؛ مثل الأسماك الواقعة تحت رحمة الأنظمة الحرارية الخارجية أن تطور ألوانًا أخرى من الدفاعات ضد البرودة الشديدة، وإلا تجمدت أجسامها وأنسجتها وتحولت إلى بلورات مثلجة في هذه المياه، ويعد اكتشاف التطور التقاربي على مستوى الجزيئات للجلايكوبروتينات **Antifreeze glycoproteins** المقاومة للتجمد الموجودة بالتساوي في مجموعتين من الأسماك البحرية متباعدتين تصنيفيًّا وجغرافيًّا، من أكثر الاكتشافات سخونة في جميع المقالات العلمية.



سمكة جليدية عملاقة من أنتارتيكا

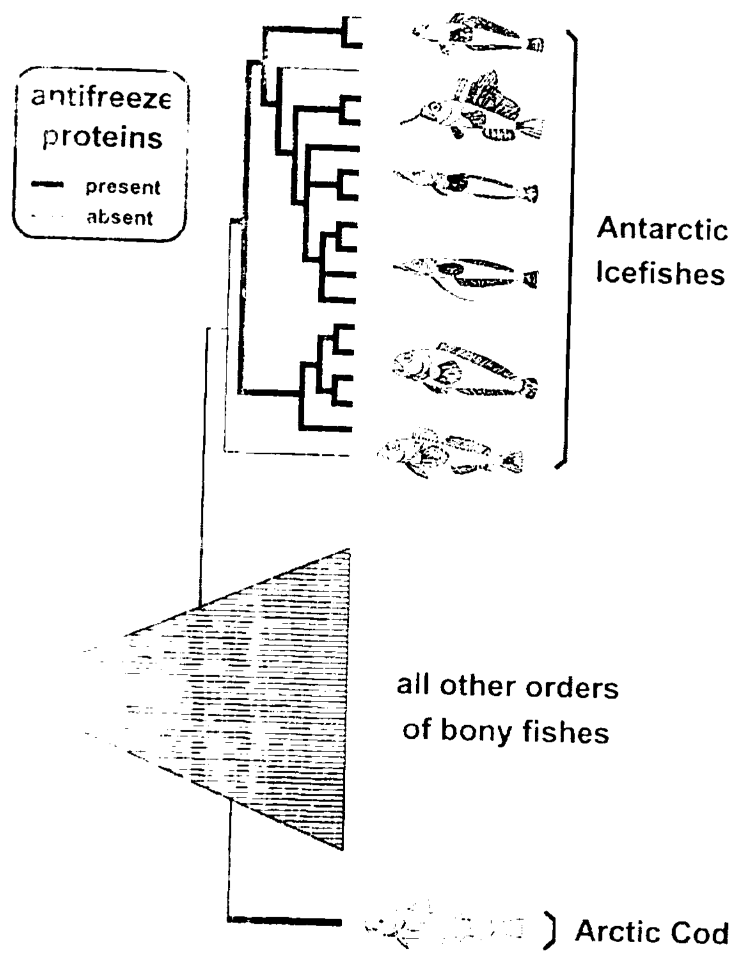
وتكون ١٠٠ نوعا من الأسماك الجليدية (نوتوثينويـــدي Notothenioidea، من رتبة Perciformes، ورتبة فوقية Acanthopterygii) أكثر مــن ٩٠٪ مــن التشكيلة الإجمالية لأسماك القطب الجنوبي فيما يتعلــق بتنــوع الأنــواع والكتلــة الحيوية. هذا، وتمتلك معظم الأنواع التي جرى فحصها حتى اليوم جزيئــات مــن جلايكوبروتينات معينة تثبط تكون بلورات الثلج، وتخفض مــن درجــة الحــرارة اللازمة لتجمد سوائل جسم الأسماك، وبصفة عامة، تقلل مــن احتمــال تعــرض الأسماك للوفاة بأسلوب مشابه لما تفعله السوائل المحتوية على مادة الـــ"جلايكــول" التي تستخدم لمقاومة مياه تبريد المحرك للتجمد وحماية أداء السيارة فــي الــشتاء القارس، ويتكون كل جلايكوبروتين مقاوم للتجمد مــن أحــد الــسكريات الثنائيــة (كربوهيدرات) مرتبط بوحدات بسيطة من ببتيدات متكررة، يحمل شفرتها مختلــف الأعضاء في عائلة كبيرة من الجينات، وقد دلت التقديرات الجزيئية على أن جينات الجلايكوبروتينات المقاومة للتجمد في أسماك النوتوثينويدي تطورت غالبًا من موقع في السلف، خــاص بمــا يــشبه أحــد إنزيمــات البنكريــاس (التريبيــسينوجين Trypsinogen-like).

وعلى الطرف الآخر من العالم، وبالمثل، تمتلك أنواع عديدة من أسماك ال"قد" Arctic cod (جاديدي Gadidae، رتبة جاديفورمس Gadiformes، ورتبــة فوقيــة باراكانثوبتيريجاي Paracanthopterygii) جلايكوبروتينات مقاومــة للتجمــد، ذات تركيب جزيئي (بعد استكمال ترجمتها من الجينات)، وخصائص للحماية من التجمد، مماثلة في الأساس لتلك الموجودة في أسماك نوتوثينويدي في القطب الجنوبي.

وعلى أية حال، تشير مختلف الدلائل إلى أن لجينات هذه البروتينــات نفــسها نشأة تطورية مستقلة تمامًا في كل من أسماك "القد" والأسماك الجليدية، جدير بالــذكر أولاً أن هاتين المجموعتين من الأسماك بعيدتان من كــل مــن الناحيــة التــصنيفية

(كما يستدل على ذلك من انتماء كل منهما تصنيفيًا إلى رتبة تحتية مختلفة)، ومن الناحية الجغرافية (يفترض أن وجود كل منهما كان دائمًا، وكما هو الآن، مقصورًا على أحد الأقطاب المتقابلة من الكوكب)، وفي الواقع تتفق كل الأدلة المورفولوجية، والأحفورية، والمناخية التاريخية **Paleoclimatic**، مع الرأي بأن هذين الخطين من الأسماك افترقا عن بعضهما البعض منذ زمن طويل قبل الاحتياج إلى البروتينات المقاومة للتجمد، وثانيا، تدل تحليلات التصنيف على أن تسلسلات البروتينات المقاومة للتجمد في أسماك الـ"قد"، لم تتطور من جين مسئول عن التريبسينوجن (وهو عكس الموقف في الأسماك الجليدية، وأخيرًا يختلف كثير من التفاصيل الجزيئية المتعلقة بجينات البروتينات المقاومة للتجمد (مثل الحدود الدقيقة بين تسلسلات الإنترونات **Intron** والإكسونات **Exon**) في أسماك الـ"قد"، عنه في الأسماك الجليدية، إلى درجة تنطق باستقلالية الأصول التطورية.

إذًا، تظهر الخلفيات التصنيفية بشكل قاطع أن جزيئات البروتينات المقاومة للتجمد اكتسبت مرة واحدة على الأقل قرب قاعدة حزمة الأسماك الجليدية في القطب الجنوبي، ومرة أخرى مستقلة في أسماك الـ"قد" في القطب الشمالي، وعلاوة على ذلك فقد فقدت هذه البروتينات، بشكل ثانوي في الغالب، في بعض أنواع الأسماك الجليدية (انظر الشكل ٦-٢) التي تستوطن مناطق في خطوط عرض أقل قسوة حرارية، وتقع مباشرة خارج المنطقة القطبية تحت الصفرية؛ بناءً على ذلك فإن مجرد وجود أو غياب هذه التأقلمات الكيميائية الحيوية ينم عن البيئات الحرارية التي خاضتها هذه الأسماك أكثر مما يفعل بشأن الميول التصنيفية لهذه الأسماك، ويصدق القول نفسه بشأن سوائل السيارات المقاومة للتجمد، المطلوبة في الأجواء الباردة، بغض النظر عن المصانع التي أنتجت السيارات.



شكل ٦ ـ ٢

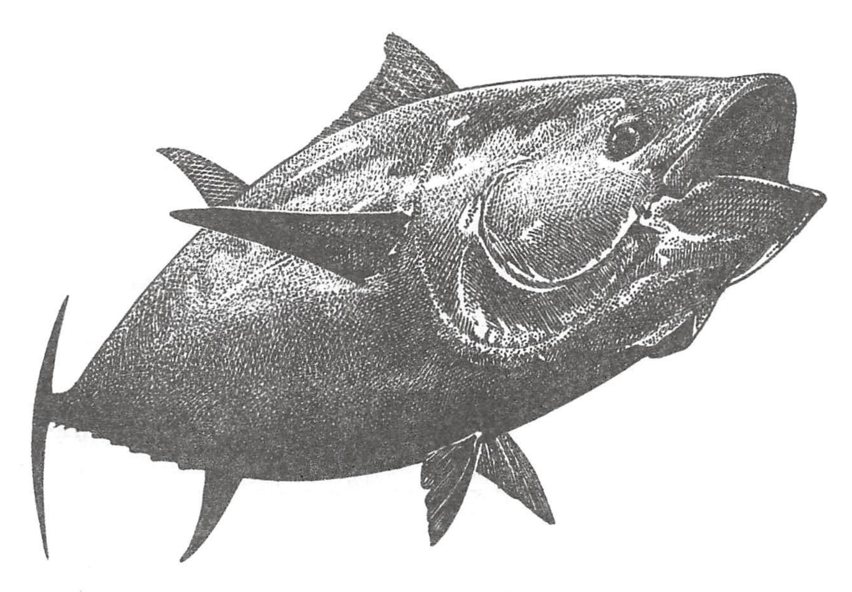
تصنيف تطوري معتمد على دنا المايتوكوندريا لممثلين عن أسماك النوتوثينويدي الجليدية من القارة القطبية الجنوبية (بارجيلوني وزملاؤه Bargelloni *et al.* ١٩٩٤). مبين أيضا ما هو معروف من وجود أو غياب الجلايكوبروتينات المقاومة للتجمد في هذه الأسماك (لم يتم بعد فحص كل الأنواع)، وفي سمك الـ "قد" من القطب الشمالي. وكما هو موضح يبدو أن المنشأ التطوري من حزمة الأسماك العظمية منفصل تماما في هذه الأسماك.

الدماء الحارة في الأسماك

تتميز تقريبا كل أنواع السمك العظمية في العالم (٣٠,٠٠٠ نوع) بأنها باردة الدماء أو Ectothermic (التحكم الخارجي في درجة حرارة الجسم)، بمعنى أن أجسامها تبقى، بصفة تقريبية، في إطار فارق درجة أو درجتين عن درجة حرارة الماء المحيط بها. ويتمثل أحد الأسباب في أن كل الأسماك العظمية تتنفس من خلال خياشيم ذات مساحات سطحية كبيرة، وهناك يسمح التقارب الشديد بين الدم الجاري والماء [illegible] المحيط بسرعة فقدان أي حرارة جسمية يمكن أن تولدها هذه الحيوانات من [illegible] استخدام القدرات الهوائية **Aerobic capacities** لعضلاتها والأ[illegible]

ومن [illegible] الضخام في المحيطات من رتبة سكومبرويدي Scombroidei (سمك [illegible] المنقار" **Billfish**، والتونة **Tuna**، والماكريل Mackerel) [illegible] درجات حرارة جسدية من خلال وسائل التمثيل الغذائي، ويعد [illegible] الحراري الداخلي لهذه الحيوانات مرموقًا بشكل خاص؛ لأن كثيرا من [illegible] سكومبرويدي يعيش في مياه المحيطات شديدة البرودة في خطوط [illegible]

ومن أجل مزيد [illegible] وكيف تطورت خاصية المحافظة على الحرارة داخليًا في أسماك السكومبرويدي قام بلوك وزملاؤه ١٩٩٣ **Block et al.** بعمل خارطة لتوزيعات الصفات الفسيولوجية ذات العلاقة ومطابقتها على شجرة تصنيف (مقدرة على أساس تسلسلات دنا المايتوكوندريا لحوالي ٣٠ نوعا من الأسماك ذات المنقار، والتونة، والماكريل) (شكل ٦-٣). وقد وثّق الباحثون بذلك أن للحفاظ الداخلي على درجة الحرارة في هذه الاسماك ثلاثة منابع مستقلة على الأقل، يتضمن كل منها منظومة متميزة من التأقلمات، وتقع في واحدة من شريحتين فسيولوجيتين أساسيتين.



التونة ذات الزعانف الزرقاء

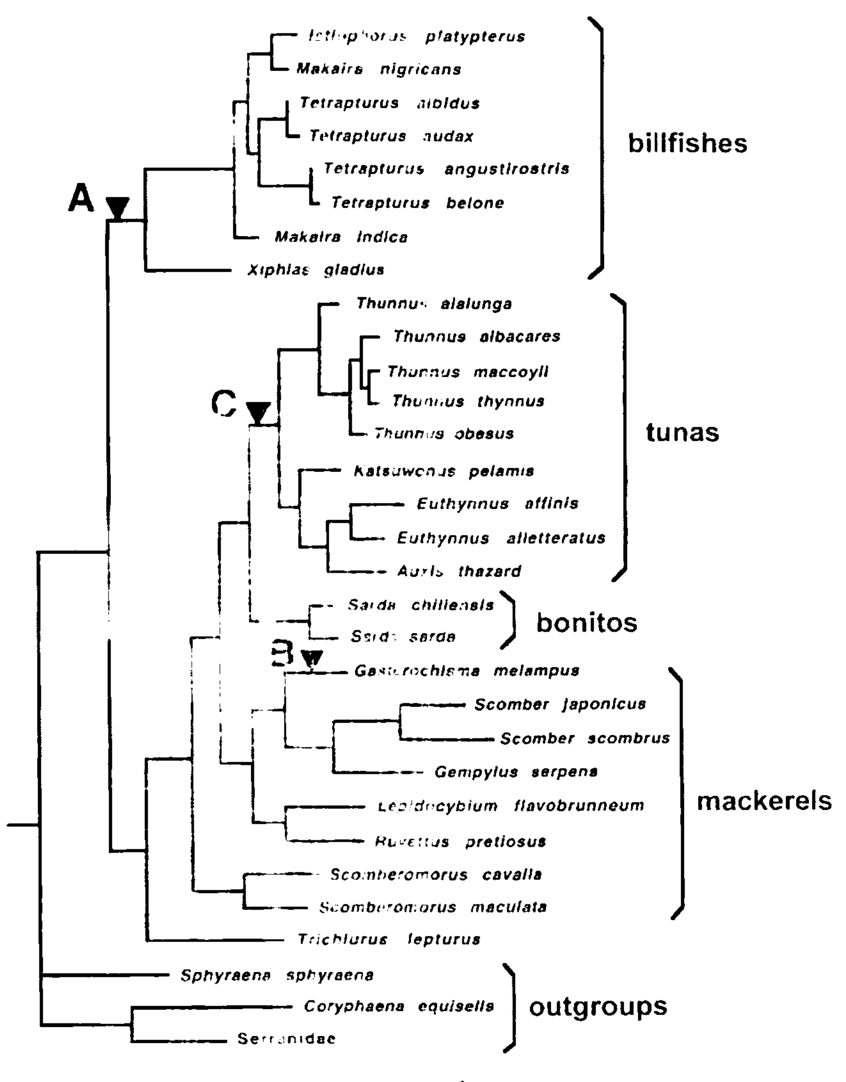
تحقق أفراد حزمة التونة التدفئة الحرارية الداخلية بأسلوب مشابه في عمومياته للطيور والثدييات؛ بمعنى امتلاكهم معدلات مرتفعة للتمثيل الغذائي مقرونة بتخفيض التوصيل الحراري للجسم ككل، وتولد العضلة الحمراء "الهوائية" **Red aerobic muscle** التي تجعل من التونة سبَّاحة قوية، معظم هذه الحرارة الأيضية (الناتجة عن التمثيل الغذائي)، التي يُحتفظ بجزء كبير منها داخل الجسم من خلال نظام خاص في تصميم مسار الأوعية الدموية يسمح بالتبادل الحراري في الدماغ، والعضلات، والأحشاء **Vascular countercurrent heat exchange**، ومما يسهل احتفاظ الجسم بالحرارة وضع كتل العضلات الحمراء في موقع مركزي من الجسم بالقرب من العمود الفقري (على عكس موقع العضلات الحمراء، تحت الجلد مباشرة، في الأسماك العظمية الأخرى)، وفي المقابل فإن لدى كل أنواع أسماك السكومبرويدي الأخرى، التي تولد الحرارة داخليًّا، نظامًا استحراريًّا (تدفئة) جمجميًّا؛ حيث تجري تدفئة دماغ السمكة أو عينيها فقط، بفارق واضح عن درجة حرارة المياه الخارجية.

ويبدو أن لتدفئة الرأس (استحرار الجمجمة) في حد ذاتها مسببين منفصلين من الناحيتين الفسيولوجية والتطورية؛ فلدى كل أعضاء حزمة الأسماك ذات "البوز" المدبب (سورد فيش Swordfish، وسيل فيش Sailfish، ومارلين Marlins)، عضو حراري يتكون من خيوط العضلة المستقيمة العليا **Superior rectus muscle fibers** بالقرب من العين، التي تنتج حرارة من خلال عمليات التمثيل الغذائي، وتختزن الحرارة محليًا من خلال تعديلات في نظام الأوعية الدموية تسمح بمرور الدم في اتجاهات عكسية؛ بحيث تشكل منظومة للتبادل الحراري أسفل الدماغ.

وأما في النوع الوحيد المعروف من أسماك الماكريل (**Gasterochisma melampus**)، فتوجد منطقة حرارية مشابهة في الرأس، ولكنها تتكون من خيوط العضلة المستقيمة الجانبية (الوحشية)، التي تنشأ أثناء نمو الجنين من أنواع خلايا مختلفة عن تلك التي ينشأ منها العضو الحراري في الأسماك ذات الأبواز المدببة.

بناء على ذلك، يبدو أن للاستحرار الداخلي في أسماك السكومبرويدي ثلاثة أصول تصنيفية، على حين أن للاستحرار الرأسي أصلين، وأن لكل من الوسائل الفسيولوجية المعينة لتوليد الحرارة والمحافظة عليها أصلاً تصنيفيًا تطوريًّا واحدًا (الشكل٦-٣)، وتنشئ هذه التصنيفات التطورية المختلفة، كما أنها توضح، التفرقة المهمة الشائعة بين "الصفات" **Attributes** التطورية والـ"خواص" **Characters** (كما يجري تعريفها بالمعنى الضيق، بدلاً من المنظور المتحرر الواسع)، وبتعريفها الدقيق، فإن الصفة (مثل الاستحرار الداخلي) هي الموجز العام أو المركب، لنوع مظهر الكائن العام، وأما الخاصية (مثل استحرار الرأس) فتمثل وصفًا أكثر تحديدًا لنوع التصنيف.

ومن الواضح أن تلك مجرد ملاحظات على الطريق، وعلى أية حال فإن الاستحرار الرأسي يمكن اعتباره أيضًا صفة صغيرة أو مختزلة، مثله في ذلك مثل ما يمكن إطلاقه على كل طبقة من الخيوط العضلية المشاركة في تكوين أحد "الأعضاء الحرارية" وهلم جرًا، والفكرة الأساسية هي أن التمحيص في صفات الكائن، من منظور مستويات متعددة من الشمولية، عبر أفق ممتد من الصفات إلى الخصائص يمكن أن يكون في مجمله أكثر إفادة بشأن الأصول التطورية والمسارات من مجرد التحليلات فقط على أي مستوى معين وحده.



شكل ٦ ـ ٣

تصنيف تطوري جزيني لممثلين عن أنواع السكومبرويدي. مؤسس على بيانات تسلسلات دنا المايتوكوندريا (بلوك وزملاؤه ١٩٩٣). تشير الحروف A، وB، وC إلى الأصول التطورية للأشكال الفسيولوجية المميزة لهذه الأسماك (انظر النص).

هذا، ويشير الاكتشاف بأن للاستحرار الداخلي أصولاً مستقلة ومتكررة في أسماك السكومبرويدي إلى وقوعها تحت ضغوط انتقائية شديدة في هذه المجموعة التصنيفية، بشأن ما يعد استراتيجية أيضية نادرة وباهظة في الأسماك، ويتمثل أحد الاحتمالات في ارتباط ارتفاع درجة حرارة الجسم في التونة وما شابهها بارتفاع مستوى نشاط التمثيل الغذائي الهوائي؛ مما يتيح تحسين الأداء الحركي في فيالقها المتسمة المتميزة، وهناك احتمال آخر (لا يتعارض مع الاحتمال الأول) في تفضيل الاستحرار الداخلي انتقائيًا؛ لأنه يتيح لأسماك السكومبرويدي استغلال مدى أوسع من الأنظمة الحرارية. وعلى سبيل المثال تتغذى أسماك السورد فيش (أبو سيف) (Xiphias gladius) في كثير من الأحيان على السكويد **Squid** (الحبار) في أعماق المحيط؛ حيث المياه أبرد كثيرا من السطح، كما تقضي بعض الأسماك السكومبرويدي فترات كثيرة من حياتها في المياه الباردة الغنية بالفرائس، بعد خط عرض ٤٥ شمالا وجنوبا، وقد يكون مهمًا بصفة خاصة في هذه البيئات أن تقوم الحيوانات المعتمدة على الإبصار، بتدفئة العناصر المحورية لجهازها العصبي (المخ والعينين). وفي الواقع تعد هذه التدفئة صفة مرموقة في كل من الخطوط السلالية للأسماك السكومبرويدي ذات الاستحرار الداخلي.

وهناك عامل آخر في تهيئة أحد خطوط الأسماك للاستحرار الداخلي، بعيدًا عن مسألة نمط الحياة المتميزة بالنشاط، وهو كبر حجم الجسم (مع افتراض التساوي في كل ما عدا ذلك)؛ إذ يمكن لأنسجة الجسم العميقة أن تبقى معزولة بجدارة عن التعرض المباشر للبيئة المحيطة في الأسماك الضخمة فقط، وفي الواقع، وفي أماكن أخرى من مجموعات الأسماك، فمن المعروف أن الاستحرار الداخلي قد تطور بشكل في أسماك القرش الضخمة من عائلة "لامنيدي" **Lamnidae** (التي تضم القرش الأبيض الكبير **Carcharodon carcharias**).

التيارات الكهربائية

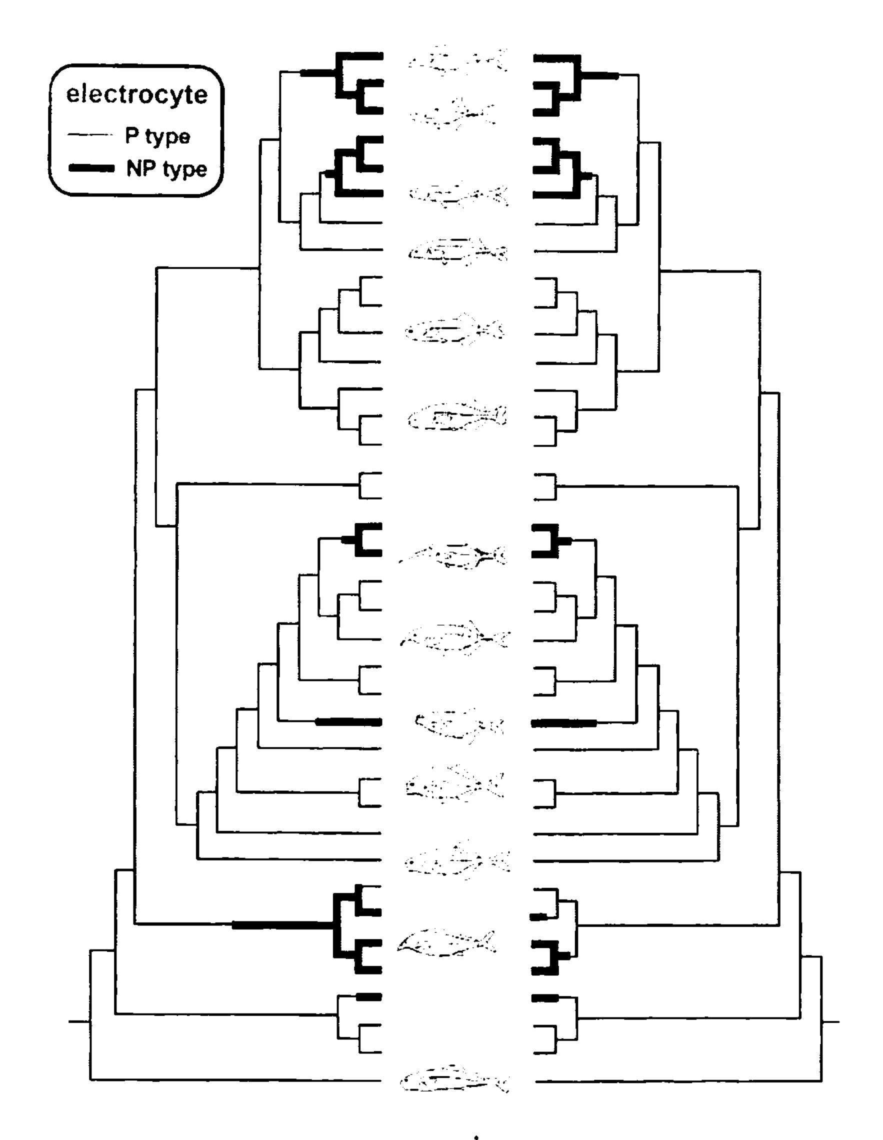
تولد الكائنات التي تحيا في بيئات مائية مجالات كهربائية خفيفة؛ نظرا إلى الاختلافات الأيونية البسيطة بين أنسجة أجسادها والمياه المحيطة بها، وحتى أقل الأنشطة العضلية؛ مثل ضربات القلب أو حركات التنفس، قد تضخم هذه التيارات الكهربائية، وفي المقابل طور عديد من الأسماك من مختلف المجموعات التصنيفية خلايا مستقبلة متخصصة يمكنها الكشف عن تلك الإشارات المنبعثة طبيعيًا، وتقوم هذه الخلايا المستقبلة- عند استثارتها- بإطلاق مواد كيميائية ناقلة للإشارات العصبية، تقوم بدورها بتنشيط خلايا عصبية تحمل النبضات الحسية إلى دماغ السمكة، ويوظف كثير من أسماك القرش والسلور **Catfish** (القراميط) قدرته على الإحساس الكهربائي للمساعدة في تحديد مكان الفريسة، كما أن بعض الأسماك الليلية تستخدم التيارات الكهربائية للتعرف والتواصل مع بعضها البعض (انظر أدناه).

وقد تقدمت بعض خطوط الكائنات المائية بالهندسة الكهربائية خطوة إضافية، وذلك من خلال تطوير أعضاء جسدية تولد مجالات كهربائية عن عمد، وعلى سبيل المثال تستطيع الأعضاء الكهربائية المغمورة في العضلات الجانبية لسمكة ثعبان البحر **Eel** الكهربائية من جنوب أمريكا **Electrophorus electricus** إطلاق نبضات أقوى من ٥٠٠ فولت، بشدة حوالي ١ أمبير، وهو ما يكفي لصعق سمكة قريبة أو غير ذلك من الفرائس (وأيضا لإصابة حيوانات أكبر، بما في ذلك البشر)، وفي أسماك أفريقيا الكهربائية تجري الأعضاء الكهربائية بطول الجسم تحت الجلد، وتتكون من ألياف عضلية مرتبة على التوالي: مثل ألواح بطاريات السيارات، ويمكنها توليد تيار يصل إلى حوالي ٣٠٠ فولت، وتتضمن الأسماك الأخرى التي تولد الكهرباء لاصطياد الفرائس، أو لإبعاد المفترسين، أو للتواصل مع بعضها

البعض الأسماك "المبحلقة في النجوم" Stargazers (Uranoscopidae) التي تنشأ أعضاؤها الكهربائية من عضلات العين، والأسماك السكينية الشبحية Ghost knifefishes (Apteronotidae) التي تأتي الكهرباء فيها من خلايا عصبية معدلة، وأنواع مختلفة من أسماك الراي Ray (Torpedinidae) التي تتمتع بأعضاء كهربائية مزدوجة، إما في منطقة الرأس، وإما على "الأجنحة"، وتشير حقيقة اختلاف تصميم الأجهزة الكهربائية، وامتلاكها من قبل مجموعة متواضعة فقط من المجموعات التصنيفية للأسماك العظمية (Actinopterygii)، والأسماك الغضروفية (Chondrichthyes)، بشدة إلى أصول تصنيفية متعددة لهذا التكيف الصاعق.

وهناك مجموعة أخرى من الأسماك المكهربة، تتكون من حوالي ٢٠٠ نوع من الأسماك "الفيلية" Elephantfish (Mormyridae مورميريادي)، وقد سميت هكذا نظرًا لامتلاك بعض الأنواع بدنًا طويلاً مثل خرطوم الفيل، ومعظم هذه الحيوانات ليلية، وتستوطن وسط أفريقيا وجنوبها، وتتولد الموجات الكهربائية فيها من نسيج عضلي معدل في المنطقة السابقة للذيل (عنق الذيل)، ويصدر هذا العضو مجالاً كهربائيًا يحيط بالسمكة، ويعاون الحيوان، بمشاركة المستقبلات الكهربائية، في التعرف على العقبات والطعام، حتى في المياه المظلمة أو العكرة، وربما تستعمل الأسماك الفيلية أعضاءها الكهربائية في التواصل مع الأفراد الآخرين في سياقات سلوكية؛ مثل المصاحبة، أو التزواج، أو العدوانية، أو الترابط المكاني أو الاجتماعي.

وقد أجريت تحاليل التصنيف الجيني من أجل إيضاح التأريخات التطورية لمختلف أنماط الخلايا المولدة للكهرباء (خلايا بيولوجية كهربائية electrocytes) في تلك الأسماك الفيلية، ولعله من المهم بصفة خاصة للمختصين في علوم وظائف الأعضاء العصبية التفرقة بين الخلايا المولدة للكهرباء المعروفة باسم خلايا P Penetrating التي تخترق فيها سيقان الخلايا العصبية الحركية



شكل ٦ ـ ٤

بديلان لإعادة بناء التصنيف التطوري لأنواع الجهاز الكهرباني في ٣٨ نوعًا من الأسماك الفيلية، باستخدام وسائل أقصى الاختزال (لافو وزملاؤه .Lavoue *et al* ٢٠٠٣)، وقد جرى تقدير شجرة التصنيف التطوري من تسلسلات الدنا من كل من جينومات الأنوية والمايتوكوندريا.

طبقات الخلايا، في مقابل تلك التي تفتقر إلى مثل هذه الفروع المخترقة Non-penetrating NP، وجدير بالذكر أن الخلايا المخترقة P في الأعضاء المولدة للكهرباء يشتبه في تخفيضها لشق التيار الكهربائي الطردي (المباشر DC current) غير المرغوب فيه، ويرجع السبب إلى أن تيارات "الكهرباء الطردية قد تشوش جزئيًا على الخلايا المستقبلة للكهرباء في السمكة ذاتها (بما قد يصعب على السمكة تحديد فريستها)، أو أنها قد تمثل إشارة قوية لدعوة المفترسين (مثل سمك السلور)، ولهذه الاعتبارات يبدو بصفة عامة أن للخلايا المخترقة P أفضلية من قبل الانتقاء الطبيعي.

وسجلت نتائج خريطة التصنيف التطوري للخواص في الشكل ٦-٤، ويوضح تفسيرين تم التوصل إليهما باستخدام برامج أقصى الاختزال (ويتضمن كل منهما ٧ مراحل تطورية)، بشأن موقع كلٍ من الخلايا الكهربية P وNP على خريطة تصنيف تطوري مستخلصة من بيانات على مستوى الدنا، ويستنتج من كلا المنظورين أن خلايا P هي حالة سلف المورميريادي، ونشأت منها خلايا الـNP بصفة ثانوية في مناسبات تطورية متعددة، ويتضمن سيناريو التحليل الأول (الجهة اليسرى من شكل ٦-٤) ستة تحولات تطورية مستقلة من خلايا P إلى خلايا NP، مع ارتداد واحد من خلايا NP إلى خلايا NP ويتضمن السيناريو الآخر (الجهة اليمنى من شكل ٦-٤) سبعة تحولات تطورية مستقلة من خلايا P إلى خلايا NP.

فإذا كانت الخلايا P هي المفضلة من قبل الانتقاء الطبيعي (للأسباب التي ذكرت أعلاه) فلماذا إذًا حدث ما يبدو من الارتداد التطوري المتعدد إلى حالة خلايا الـNP في الأسماك الفيلية؟ تقول النظرية المثيرة، التي نادى بها كارل هوبكنز وزملاؤه Carl Hopkins and colleagues ، بتدخل الانتقاء الجنسي؛ حيث يعتقد أن خلايا الـNP تسهل انطلاق الإشارات من الأعضاء الكهربائية ذات الموجات الطويلة، التي تيسر التواصل البيني بين الأفراد، ويفترض هوبكنز أن الانتقاء

الجنسي قد يتغلب على الانتقاء الطبيعي، ويمنح في المحصلة ميزة لخلايا الNP في أي نوع من أنواع الأسماك الفيلية، تميل فيه الإناث إلى تفضيل الأزواج ممن تطلق أعضاؤهم الكهربائية موجات طويلة، والفكرة (التي مازالت مجرد تكهن في الوقت الحالي) أن انبعاثات الموجات الكهربائية الطويلة في الأسماك الفيلية، مثلها مثل الأغاني الطويلة التي يصدح بها بعض ذكور الطيور المغردة، قد تحمل إشارة إلى إحدى الإناث بأن زوجها المستقبلي يتمتع بصحة متميزة و/أو يحمل نوعية رفيعة من الجينات. وفي قول آخر: قد تكون للذكور التي تنشر كهرباء جنسية أكثر ميزة فائقة في عملية التزاوج.

كروموسومات X و Y المحددة للجنس

يمتلك الإنسان وغيره من الثدييات نظام جاميتات ذكري غير متجانس من الكروموسومات المحددة للجنس؛ حيث يحمل الذكر كروموسوما واحدًا من نوع X، وآخر من نوع Y، على حين تمتلك الأنثى كروموسومين من نوع X، ويتحدد نوع كل وليد بناء على ما إذا لقح حيوان منوي يحمل إما X ، وإما Y، بويضة الأم التي تحمل X، والأمر معكوس تمامًا في الطيور ذات نظام الجاميتات الأنثوية غير المتجانس، يحمل الذكر فيه كروموسومين Z (يماثل كروموسوم X لدى الثدييات)، وتحمل الأنثى كروموسومًا واحدًا من نوع W (يماثل كروموسوم Y في الثدييات)، وآخر من نوع Z، ويتحدد جنس الذرية بناءً على ما إذا لقح حيوان منوي ذو Z كروموسوم، بويضة تحمل إما W، وإما Z كروموسوم.

ولم يكن ذلك إلا مثلاً من ضمن الوسائل المتعددة لتحديد نوع الجنس في مختلف مجموعات الفقاريات كروموسوما واحدًا، وعلى سبيل المثال تفتقد بعض أنواع الأسماك وجود كروموسومات خاصة بالجنس، ومع ذلك تتولى بعض

الجينات الخاصة توجيه النمو المبكر للأفراد نحو مسارات الذكورة أو الأنوثة. وتعرف هذه الأنظمة بأنها "جينية" بدلاً من كروموسومية (على الرغم من تضمن أنظمة الكروموسومات الجنسية على جينات محدودة للجنس ذات تأثيرات كبيرة على الندو). كما أن هناك كائنات أخرى يتحدد فيها نوع الجنس بناء على البيئة (بدلاً من التقيد بالجينات)، وفي كثير من السلاحف، على سبيل المثال، يتسبب انخفاض، وارتفاع درجة حرارة حضانة البيض في إنتاج إما ذكور، وإما إناث على التوالي.

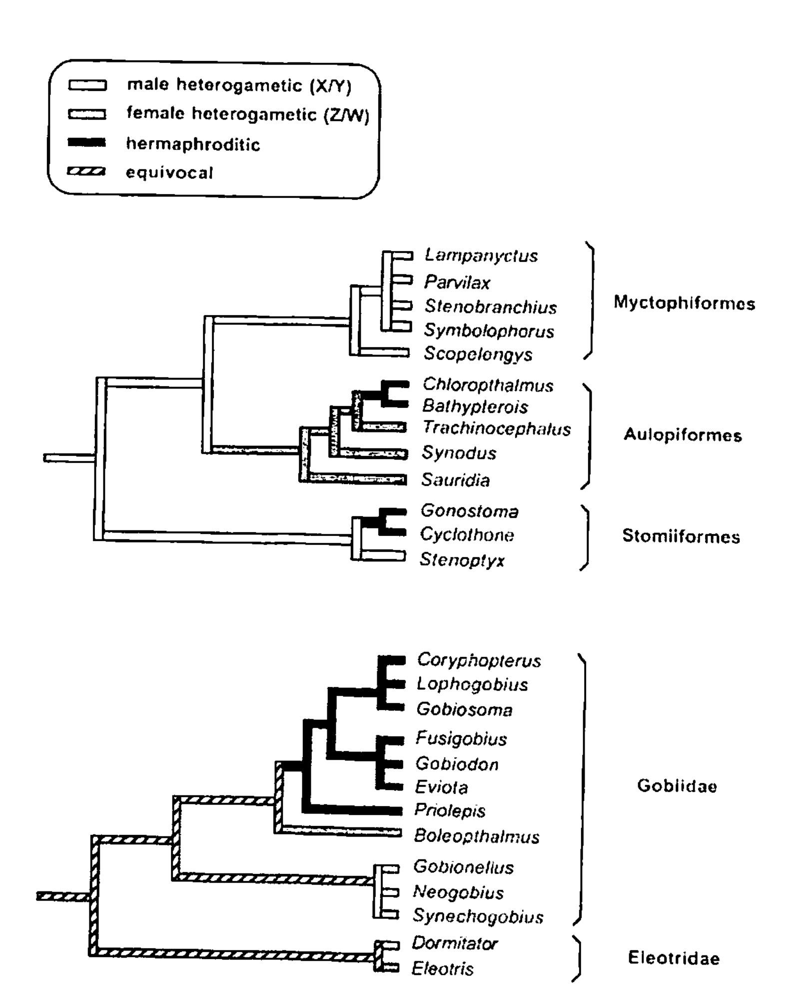
ويتعلق كل ما سبق بالأنواع مزدوجة الجنس **Dioecious**. (جدير بالذكر أن مجرد الإشارة إلى التميز الموجه إلى إما ذكور وإما إناث) فهو في حد ذاته غير محدد؛ فهناك الأسماك المخنثة **Hermaphroditic** التي قد يقوم أي فرد فيها بأداء دور الذكور (منتج للحيوانات المنوية)، والأنثى (منتج للبويضات)، إما في الوقت ذاته، وإما في فترات متعاقبة من حياته.

وفي الطرف الأقصى تتكون بعض أنواع الأسماك والسحالي من إناث فقط وتتكاثر استنساخيًا عن طريق التوالد العذري (انظر التوالد العذري، الفصل الرابع). وضمن الحيوانات الفقارية، تبدي الأسماك في مجملها، أكثر أنماط التنوع في تحديد الجنس. وتضم أنواع الأسماك الحية في العالم حوالي ٢٥٠٠ مجموعة ذات أنظمة **X - Y** مشابهة للثدييات، أو أنظمة **Z – W** مشابهة للطيور، أو أنظمة جينية غير كروموسومية لتحديد الجنس، أو عذرية التوالد، أو أنصافًا ذات أشكال مختلفة من تحديد الجنس بيئيًا.

كيف يا ترى تتحول خطوط النسل من أسلوب معين لتحديد الجنس إلى جنس آخر وما معدل حدوث التحول؟ لقد احتار اختصاصيو النظريات بشأن هذه الأسئلة، وتوصلوا إلى عديد من النماذج النظرية. افترض مثلاً أن أحد الخطوط، يتكون أساسا من أفراد مختنثين **Hermaphroditic (Cosexual)**، تتحدد فيهم أعضاؤهم الجنسية الذكورية والأنثوية بنوعين مختلفين من الجينات (**M** ، **F** على التوالي).

ثم افترض نشأة جين لعقم الذكور (M^s) من جين ذكري خصب، مما ينتج عنه تحول بعض المخنثين إلى إناث، وينبغي حينها أن تكون الذكور مفضلة نسبيًا في هذا التجمع؛ حيث ستصبح الذكور نادرة في الواقع، وكذلك فإن أي تحور إلى جينات أنثوية عقيمة (F^s) قد يزداد تواتره في ظل الانتقاء الطبيعي، وبالاشتراك مع جينات الذكور العقيمة قد تتحول المجموعة من مجموعة مخنثة إلى مجموعة مزدوجة الأجناس، وقد أوضح واضعو النظريات إمكانية ترجيح هذه العملية النظرية إذا ارتبط كل من جينات M، و F بقوة على أحد الكروموسومات، حيث تزدهر تطوريًا ارتباطات الجينات المرجحة (F^s/M^f التي تنتج ذكورًا خصبة، وM^s/F^f التي تنتج إناثًا خصبة)، ثم تتطور في النهاية إلى كرموسومات X، Y التقليديين، ولعل التفاصيل الجينية لمثل هذه الأنماط النظرية تقع خارج النطاق الراهن، ولكن المسألة المهمة هي إمكانية تصور حدوث هذه السيناريوهات التي تتضمن تحولات تطورية بيئية بين مجموعات مخنثة، ومزدوجة الجنس، وأنظمة جينية، وأنظمة كروموسومية.

وليس من المرجح ملاحظة مثل هذه التحولات التطورية في أثناء فترة حياة أي من الباحثين في هذه المجال، ولكن يمكن الكشف عن حدوثها من خلال أبحاث رسم خرائط تصنيف الخواص تطوريًا، وقد استخدمت إحدى هذه الدراسات أسلوب أقصى الترجيحات (انظر الملحق)؛ لتتبع التأريخات التطورية لآليات محددات البدائل الجنسية في الأسماك العظمية، باستخدام خلفيات من واقع التصنيف الجزيئي، ويقدم الشكل ٦-٥ خارطتين من هذه النمط توضحان أبرز النتائج العامة لهذه الدراسة، وهي أن تحديد الجنس في الأسماك سمة تطورية غاية في الهشاشة. فقد حدثت تحولات تطورية عديدة مستقلة بين الخنوثة وازدواجية الجنس مثلاً، وبين مختلف الأنظمة الجينية (مثل X - Y ، و Z - W) المسئولة عن تحديد الجنس، وتشير هذه النتائج بوضوح إلى تعدد الأصول التصنيفية التطورية لكل نمط من أنماط تحديد الجنس في الأسماك العظمية وفي الواقع كانت هذه الهشاشة العامة من الوضوح؛ بحيث تستبعد أي قرار مؤكد بشأن حالات السلف المحددة بشأن تحديد الجنس في معظم الحزم.



شكل ٦ ـ ٥

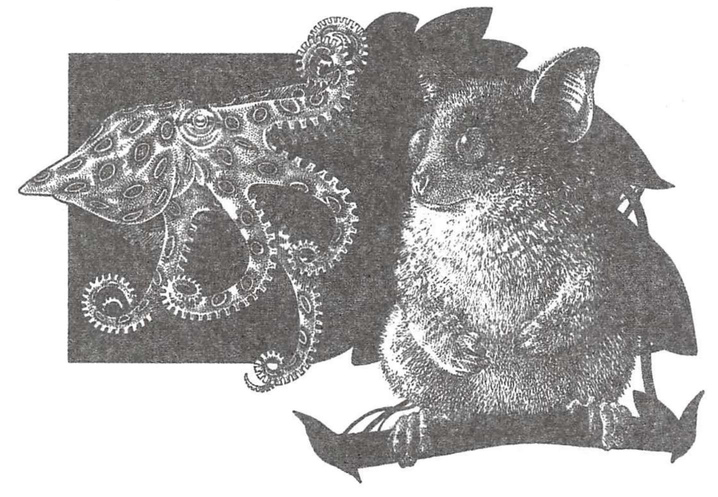
حزمتان من الأسماك توضحان ضرورة حدوث التغيرات التطورية بمعدل سريع في الآليات البديلة لتحديد نوع الجنس في الأسماك (مانك وزملاؤه Mank *et al.* ٢٠٠٥). وفي هذه الحالات (كما في غيرها مما يشبهها)، تم تقدير التصنيف التطوري على أساس بيانات الجينات الجزيئية فيب المقام الأول، ثم اعتمدت إعادة بناء خرائط التصنيف التطوري للخواص على الملاحظات العملية لأنماط تحديد الجنس وفي الأنواع الموجودة.

وقد أبرزت تحليلات خرائط تصنيف الخواص تطوريًا فرقًا كبيرا بين الأسماك من ناحية، والثدييات والطيور من ناحية أخرى، بشأن المرونة التطورية لآليات تحديد الجنس؛ فعلى حين تمسكت الثدييات والطيور بأنظمتها الـX -Y وال Z - W لعشرات الملايين من السنين، فقد حدث عديد من التحولات البينية في خطوط الأسماك، في وقت تطوري مقارب، بين هذه الأنماط وغيرها من أنظمة إضافية لتحديد نوع الجنس، وتبقى أسباب هذه المفارقة محل جدل، ولكن يبدو أن لها علاقة بلدونة النمو المتفوقة في الأسماك، فعلى سبيل المثال، وعلى عكس الموقف في الطيور والثدييات، يمكن لخصي الأسماك ومبايضها أن تتخصص وظائفها وتتجدد في أي مرحلة من مراحل حياة الفرد. وتتميز كثير من الأسماك بحالاتها الخنثى المتعاقبة، حيث تبدأ حياتها بوصفها جنسا معينًا، ثم تتحول لاحقًا إلى الجنس الآخر، ويفترض أن مرونة النمو هذه فتحت منافذ أوسع لفرص الضغط البيئية، مثل المكانة الاجتماعية، أو الظروف الإيكولوجية، أو نمط تكون المجموعة؛ لكي تلعب أدوارا قريبة من مسألة التعبير عن الجنس، وكذا من خلال الضغوط الانتقائية التي تفرضها؛ من أجل تعزيز تغيرات تطورية متواترة داخل الآليات المسببة لتحديد الجنس.

الإجابة لدى العيون

كثيرا ما يشير الخلقويون وغيرهم من المعارضين فلسفيًا لفكرة التطور إلى عين الفقاريات بصفتها أحد الأمثلة المعقدة التي يستحيل على الطبيعة وحدها القيام بتصميمها، ويتساءلون– ومعهم كل الحق–: كيف يمكن لعضو بهذا الكمال أن ينشأ من عمليات طبيعية غير واعية؟ وقد كان شارلز داروين نفسه على وعي بمدى التحدي لمسألة الانتقاء الطبيعي، والذي يكمن في بعض الصفات المركبة والمعقدة مثل العينين، وقد سجل في كتابه "أصل الأنواع": "ستنهار نظريتي حتمًا.

إذا أمكن إثبات أن وجود أي عضو معقد لا يمكن تكوينه من خلال عديد من التعديلات البسيطة المتعاقبة، كما أنه سجل أيضًا: "إذا أمكن التحقق من وجود تدرجات عديدة من عين بسيطة غير بالغة حد الكمال إلى عين معقدة ومثالية.. (إذا مثلت صعوبة التصديق بتشكيل عين معقدة، بالغة حد الكمال، من خلال الانتقاء الطبيعي، على الرغم من صعوبة تخيلها- أية عقبة أمام النظرية).

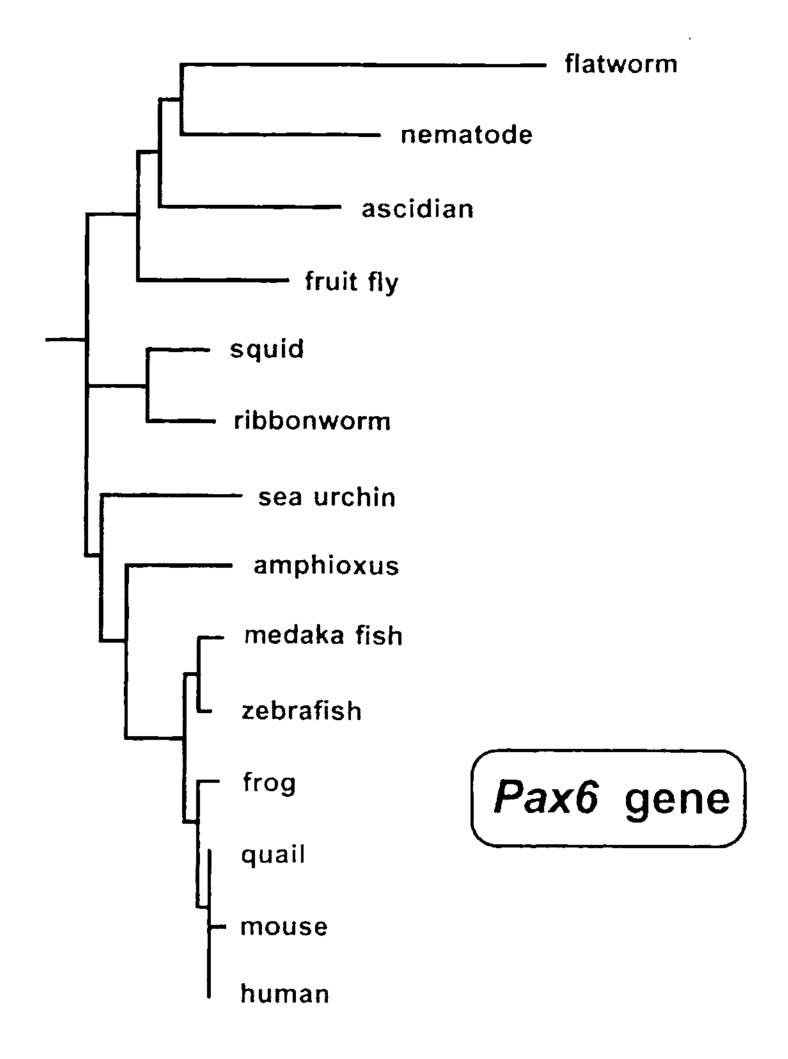


أخطبوط ذو حلقات زرقاء (رخويات) والقرد الصغير الليلي "Bushbaby" (رئيسات)

لقد كان داروين على دراية بالاختلافات الشديدة بين عيون الحيوانات وتباينها، والتي تمتد من أنسجة بسيطة نسبيًا ذات قدرة على استقبال الضوء والإحساس به؛ مثل تلك الموجودة لدى بعض الديدان المفلطحة والرخويات ذات الصدفتين إلى العيون ذات الأسطح المتعددة للحشرات، إلى العيون المعقدة جدًا للأخطبوطات، والعيون المشابهة لآلات التصوير ذات العدسات في الفقاريات، ويعد هذا التباين سلاحًا ذا حدين فيما يتعلق بالتفسيرات التطورية؛ فهو يعني من إحدى النواحي احتمال امتلاك الأعضاء المستقبلة للضوء، ذات المدى الواسع من التعقيد، القدرة على التكيف (التأقلم)، بما يدعم اقتراح داروين بتطور العيون

المعقدة من أشكال أولية بسيطة بأسلوب متدرج مع اشتمال كل خطوة تالية على منافع لأصحابها، وعلى صعيد آخر يمكن تفسير التباين الشديد في الأشكال المورفولوجية للأجهزة المستقبلة للضوء، بما يشير إلى أصول تصنيفية متعددة للإحساس بالضوء، وينبغي في تلك الحالة أن تشمل التفسيرات التطورية النشآت المتعددة للعينين (وليس لعين واحدة فقط)، وفي أحد الأبحاث البارزة استخدم سالفيني- بلاون وماير Salvini- Plawen and Mayr ١٩٦١ الدليل التشريحي ليتوصل إلى الاقتراح بأن الأعضاء المستقبلة للضوء تطورت مستقلة بمعدل يتراوح بين ٤٠ و٦٥ مرة في مختلف خطوط الحيوانات، وفي الواقع فإن الإشارة إلى الأصول التطورية المتعددة للعيون كانت تمثل الرأي السائد في علم الأحياء التطوري عبر المائة عام الماضية على الأقل.

ولهذا السبب، أحيط الادعاء العلمي الحديث لوالتر جيرنج Walter Gehring ٢٠٠٠ بكثيرمن الاهتمام: "يجب التخلص من مبدأ الأصل التطوري المتعدد للعيون"، وكان جيرنج يشير إلى اكتشاف جزيئي بارز من معمله يدل على وجود خلفية جينية مشتركة كامنة وراء التباين في عيون الحيوانات، ويوجد أحد الجينات المعروف باسم باكس ٦ Pax6 في كائنات مختلفة جدًّا؛ مثل الثدييات، والبرمائيات، والأسماك، ونافثات البحر Sea squirts، وقنافذ البحر Urchins، والحبار Squid، والديدان الخيطية، والديدان الشريطية، والديدان المفلطحة. ويعمل هذا الجين كعنصر متحكم أعلى ضروري لتشكيل العين ونموها. وفي كل تلك الكائنات (وربما في كثير غيرها مما لم يدرس بما فيه الكفاية حتى الآن) يحمل الجين باكس ٦ شفرة لعامل ناسخ Transcription factor يبدأ تسلسلاً تطوريًا، تنشط فيه فرق من الجينات التي تسهم في إنتاج الأعضاء الحساسة للضوء، وفي دعم جيني إضافي للأصل التطوري الواحد (في مقابل الأصول المتعددة) للآليات الأساسية للعين، لاحظ جيرنج وإكيو Gehring and Ikeo ١٩٩٩ أن كل الكائنات متعددة الخلايا تشترك في امتلاكها للصبغة البصرية، رودوبسين **Rhodopsin**.



شكل ٦ ـ ٦

شجرة تصنيف تطوري مقدرة لجينات باكس ٦ من ميتازونات (حيوانات متعددة الخلايا المتمايزة) مختلفة. (جيرنج وإكيو ١٩٩٩)، ويتناسب طول الأفرع مع عدد استبدالات الأحماض الأمينية.

وهناك نوعان من الملاحظات التي تدعم عمومية تركيب باكس ٦. ووظيفته بشأن تشكل العين ونموها؛ أولا: تجتمع تسلسلات الأحماض الأمينية في المنتجات البروتينية لهذا الجين، في كائنات تمتد من الديدان المفلطحة إلى الثدييات، في شجرة تطورية واحدة (الشكل ٦-٦)، بما يشير إلى الانحدار، مع تعديلات، من أحد البروتينات القديمة لسلف مشترك. ثانيا: أظهرت الدراسات التجريبية التي أجراها جيرنج وفريقه أن مختلف أشكال باكس ٦ تبقى فاعلة وظيفيًا حتى ولو تم تبادلها بين كائنات متفرقة إلى أبعد الحدود، وعلى سبيل المثال عندما جرى النقل المعملي لتسلسلات باكس ٦ من الإنسان، أو نفاثات البحر، أو الحبار (باستخدام تقنيات إعادة توحيد الدنا) إلى سلالات متحورة من ذباب الدروسوفيليا التي تفتقر إلى هذا الجين، نجحت هذه الأجزاء الغريبة عن الجسم في تنشيطها لتكون العيون في تلك الكائنات المتحورة، وتشير هذه الاستبدالات بوضوح إلى أن لباكس ٦، نشاطًا تحكميًا، سياديًا مشابهًا بشأن تشكيل العين في كل أنماط الحيوانات الفقارية واللافقارية.

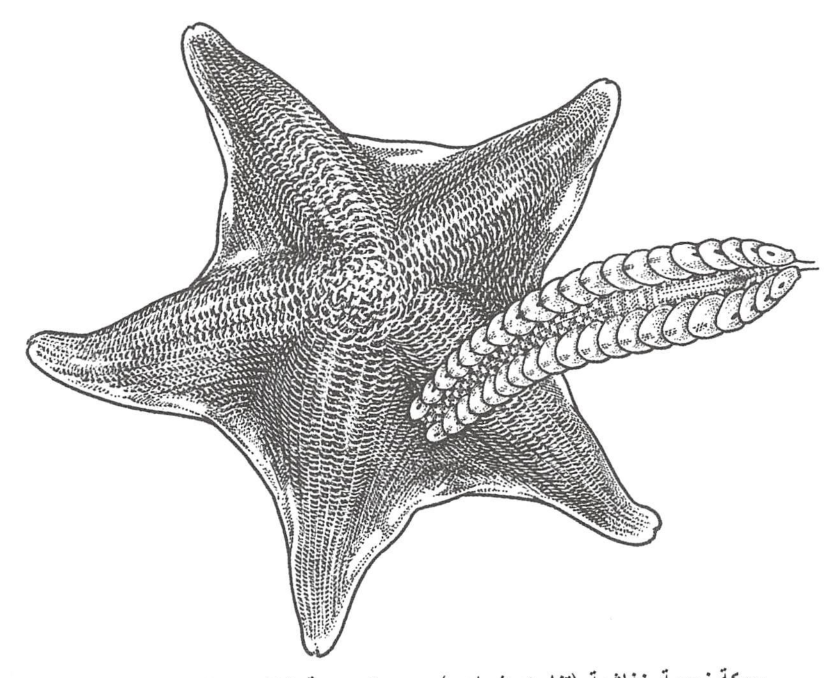
هل تقلب نتائج جيرنج الأوضاع بشأن الرأي التقليدي السائد بتعدد الأصول التطورية للعين؟ الإجابة في رأيي: "نعم" و"لا"؛ فلا يبدو حقيقيًا اشتراك كائنات لها هذا التباين الشديد في أنواع عضو استقبال الضوء والعين، في مكون جيني مفتاحي لتشكيل العين من خلال سلف عام واحد، ومن هذا المفهوم تكون النتائج قد أوضحت ظاهرة التشابه (التشابه من خلال المحتد)، ومن واقع تقديرات جيرنج ذاته يسهم أكثر من ألفين من الجينات في مسار نمو عين كائن تقليدي متعدد الخلايا، ويبقى علينا التعرف على عدد مثل تلك المواقع التي يثبت تشابهها في الكائنات شديدة التفرق.

إذًا فالنقطة الأشمل (وقد أبرزها جيرنج أيضًا) هي أن مسألة التناظر لا يجب أن تبدو إما كاملة وإما لا شيء، وقد تكون بعض مكونات العيون المختلفة (على سبيل المثال) متناظرة، ولها أصل تصنيفي واحد، على حين قد تكون عناصر أخرى للصفة نفسها متشابهة ومتعددة الأصول (بمعنى أنها تبدي بعض أوجه التشابه لتطورها التقاربي من أصول مختلفة من السلف).

نوعان من الأجسام

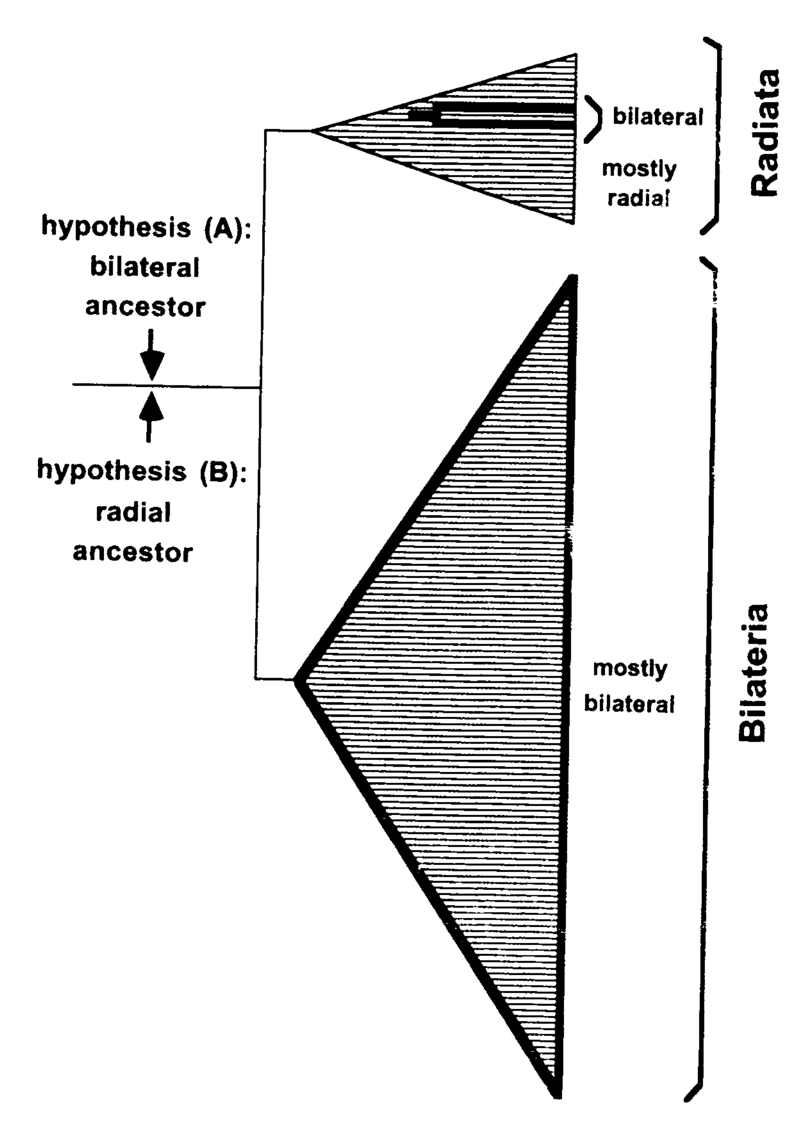
فيما يتعلق بالشكل العام لبنية الأجسام، فهناك خطان قديمان تقليديان من الكائنات متعددة الخلايا: الشعاعية ال"راديانا" **Radiata** ذات تناسق شعاعي (مثل دوائر أو أسطوانات)، والأجسام ذات الأجناب المتناسقة بطول محور الجسم ال"بايلاتيريا" **Bilateria** (حيث يتجه أحد أطراف الجسم دائمًا إلى الأمام، ويتجه السطح البطني نحو الجهة التحتية) (تناسق وحشي أو تناسق الجانبين) ويُلاحظ أن ٩٩٪ من الكائنات متعددة الخلايا تنتمي إلى خطوط نسل وحشية التناسق، نشأت - حسب دلائل الأحفورات وغيرها- منذ أكثر من ٥٠٠ مليون سنة مضت، وتتضمن هذه الحزمة معظم أو كل الأنواع التابعة لمجموعات تصنيفية متباينة؛ مثل الديدان المفلطحة **Platyhelminthes**، والديدان الأسطوانية نيماتودا **Nematoda**، والعلقيات **Annelida** (الديدان المقسمة)، والرخويات **Mollusca** (القواقع، وذوات الصدفتين وما شابههما)، والمفصليات **Arthropoda** (كالحشرات وأقاربها)، والفقاريات (حيوانات ذات عمود فقري)، وتمثل الخطوط الشعاعية (الراديانا) اليوم أساسًا بالقراصات **Cnidaria** (مثل شقائق البحر **Anemones**، والهيدرا **Hydras** وقناديل البحر **Jellyfishes**)، وهي أيضا قديمة قدم المجموعة المتناسقة وحشيًا (بايلاتيريا).

وفي الواقع، هناك عدد قليل من أعضاء خطوط البايلاتيريا؛ مثل قنافذ البحر **Sea urchins** والأسماك النجمية **Starfishes** التابعة لشوكيات الجلد إيشينودرماتا **Echinodermata** يبدي تناسقًا شعاعيًا. ولكن هناك اتفاق علمي على أن هذه الحالات إنما تعكس إعادة التطور الثانوي لهذا الشكل البدني من داخل خط التناسق الوحشي، وفي المقابل يبدي مختلف الأعضاء في حزمة التناسق الشعاعي؛ مثل المرجانات وشقائق البحر (التابعة للقراصات) تناسقًا وحشيًا، والأصول التطورية



سمكة نجمية خفاشية (تناسق شعاعي)، ودودة مدرجة (تناسق على الجانبين).

لهذه الأشكال ليست واضحة تمامًا، وهناك نظريتـــان متنافـــستان (الـــشكل ٦-٧): (A) سبق شكل البدن ذى التناسق الوحشي الانقـــسام التـــصنيفي بـــين البايلاتيريـــا والرادياتا، وفي هذه الحالة يحتمل احتفاظ بعض القراصات بحالـــة الـــسلف، أو(B) يكون شكل الجسم المتناسق شعاعيًا سابقًا على الانقسام التصنيفي إلـــى البايلاتيريـــا والراديانا، وفي هذه الحالة تكون بعض المرجانات وشقائق البحـــر، قـــد طـــورت تناسقًا وحشيًا مستقلاً عن البايلاتيريا، وما زال الجدل قائمًا حول ما إذا كانت حالـــة السلف الأولى للكائنات متعددة الخلايـــا هـــي التناســـق الوحـــشي (الفرضـــية A)، أم التناسق الشعاعي (الفرضية B)، ويمكن بلورة السؤال الأساسي كما يلـــي: هـــل وجود التناسق الوحشي في حزم كل من البايلاتيريـــا والراديانـــا يعكـــس تنـــاظرًا **Homology** (من خلال الاحتفاظ بحالة السلف)، أو يعكس تـــشابهًا **Analogy** (مـــن خلال تطور تقاربي) أي هوموبلاسي **Homoplasy**)؟.



شكل ٦ـ٧

رؤيتان بديلتان لحالة السلف بالنسبة إلى التخطيط الأساسي للجسد قبل الانفصال التطوري لخطوط نسل البايلاتيريا عن الراديانا (انظر النص). يبين هذا التصوير كيفية انغماس بعض البايلاتيريا داخل ما يبدو حزمة خالصة من الراديانا.

وهناك وسيلة عامة قوية للتفرقة بين التناظر والتشابه، وهي فحص التفاصيل الدقيقة لحالة أكبر (مثل الطابع المعين لنمط الجسم)، والتي يشترك فيهـا اثنـان أو أكثر من الخطوط، ويكمن المنطق وراء ذلك في عدم ترجيح وجود تشابه معقد من خلال التطور التقاربي، وعلى ذلك فربما يعكس انحدارًا تصنيفيًا تطوريًـا حقيقيًّـا، وقد شمل أحد هذه التحليلات تقصي الأساس الجيني الجزيئـي للتناسـق الوحـشي (فينرتي وزملاؤه .Finnerty et al ٢٠٠٤)، في أنواع ممثلة لكل من البايلاتيريـا والرادياتا، وفيما يلي موجز مختصر لهذا العمل والعمل الملحق به.

من المعروف أن المواقع الهوميوتية Homeotic (انظر أيضًا أشكال أصداف القواقع الفصل الثاني) هي جينات ذات تأثيرات واسـعة فـي أثنـاء نمـو الفـرد (Ontogeny)، فعلى سبيل المثال هناك أكثر من ستة جينات من نوع "هوكس" Hox في حشرات الديبتران Dipteran (مشتقة من الكلمة اليونانية ديبتـروس Dipteros بمعنى: ذو جناحين) تتحكم في هويات قطاعات جسم الحيوان. ويمكـن لتحـورات معينة (عادةً ما تكون ضارة لحاملها) في تلك المواقع أن يكون لها توابـع بـارزة؛ مثل تحويل نمو ذبابة الفاكهة ذات الجناحين في شكلها التقليدي إلى ذبابة فاكهة لها أربعة أجنحة، أو تحويل ما يتوقع طبيعيًا أن يكون قرن استشعار للذبابة إلى رجـل إضافية. ولعله مما لا يثير الدهشة التعرف على أن جينات هوكس تنظم أيضًا النمو على الجانبين في البايلاتيريا، وذلك من خلال تأثيرها التنظيمي في وقت مبكر مـن الحياة، على كل من محوري الجسم، الأمامي- خلفي، والبطنـي- ظهـري، وقـد عرف ذلك منذ أكثر من عقد.

أما إضافة فينرتي وزملائه إلى المعرفة السابقة، فهي اكتـشاف أن جينـات HOX المعينة، المعروفة جيدًا في البايلاتيريا، تنظم أيضًا نمو محاور الجـسم فـي الأنواع المدروسة ذات التناسق الوحشي، الموجودة داخل الخطـوط ذات التناسـق الشعاعي المدروسة، بنفس الأسلوب تقريبًا، ويوجد على سبيل المثال أحـد جينـات

HOX معروف باسم ديكابنتابليجيك Decapentaplegic في كل من البايلاتيريا والرادياتا، يجري التعبير عنه بشكل غير متساو بطول محور الجسم الظهري- بطني أثناء النمو، وكذلك يجري التعبير أيضا عن غيره من جينات HOX، ويبدو أنها تعمل بطريقة مشابهة لبدء نمو شكل الجسم بطول المحور الأمامي- خلفي.

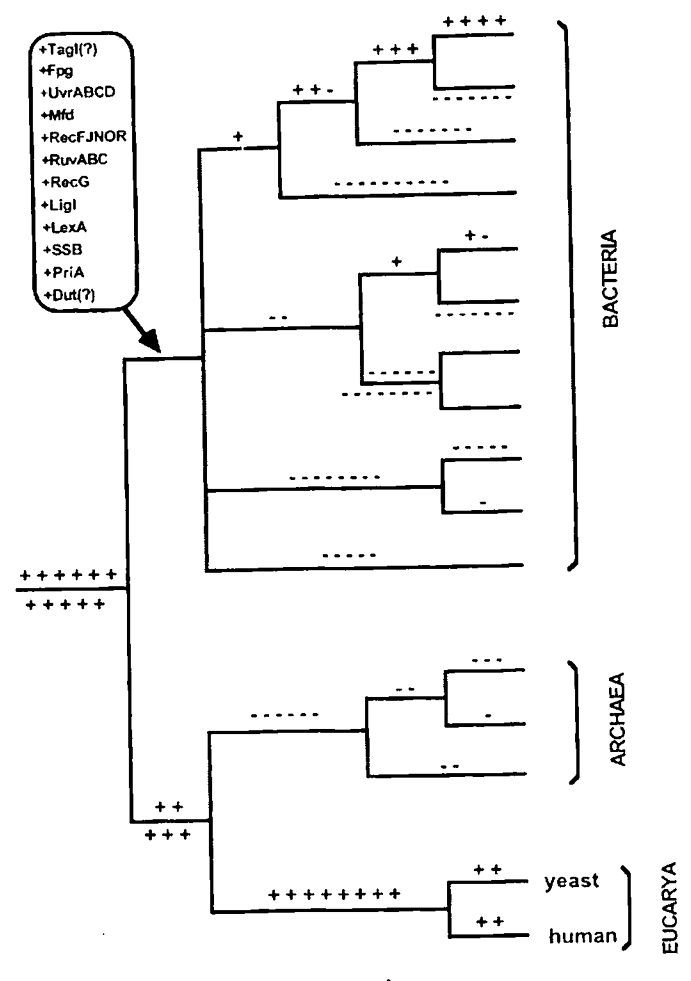
وقد فسر أصحاب البحث هذه النتائج بصفتها دليلاً قويًا على الاحتفاظ التطوري طويل الأمد بجينات متناظرة، وهي التي تحدد ثنائية الجوانب، وهذا كله يضيف دعمًا كبيرًا للفرضية (A)، وهي أن ثنائية الجوانب Bilateralism (أو على الأقل وجود بعض عناصرها الجينية المفتاحية) كانت حالة لدى السلف، ونشأت قبل أي انقسام للرادياتا والبايلاتيريا.

التصنيف التطوري الجيني لإصلاح الدنا

أثمر في عام ٢٠٠١ مشروع بحثي ضخم معروف باسم مشروع الجينوم البشري، وذلك عندما أمكن تحديد التسلسل الكامل للجينوم البشري بكل ما يحمله من عظمة ثلاثة بلايين زوج من القواعد، ثم تلا ذلك بوقت قصير تحديد تسلسل الدنا الكامل لعديد من أنواع الفقاريات؛ مثل فأر ودجاجة وسمكة، وأما اليوم، ومع زيادة التحسن التكنولوجي، أصبح تحديد تسلسل الجينومات الكاملة مسألة شبه روتينية بالنسبة للعلماء وخاصة بالنسبة للكائنات البسيطة نسبيًا؛ مثل البكتيريا التي يساوي حجم الدنا الكامل فيها حوالي ١/١٠٠٠ من نظيره المعتاد في أنواع الفقاريات، وقد أصبح التسلسل الجينومي الكامل متوافرًا اليوم لحوالي ١٠٠ ميكروب وأصناف أخرى، وتزداد القائمة بمعدل سريع، وقد دخل العلم بوضوح في عصر من الآليات الجينومية الكلية، وعلى حسب ما يراه آيسن وهاناوالت Eisen and Hanawalt ١٩٩٩، فقد دخل العلم أيضًا في عصر الفايلوجينومكس Phylogenomic (التصنيف التطوري المبني على الجينومات) الذي يمكن، بل ينبغي فيه تفسير نتائج تحليلات الجينومات الجزيئية في سياق تصنيفي تطوري.

وقد أوضح الباحثان مفهومهما عن الفايلوجينومكس من خلال إجراء تحليل تطوري للجينات المسئولة عن إصلاح الدنا، وبما أن الدنا يتعرض بصفة دائمة للتلف من قبل المواد القادرة على إحداث تغييرات فيه، والموجودة في البيئة، وكذا من قبل أخطاء كيميائية عارضة تنشأ في أثناء عملية استنساخه هو نفسه، فإن إصلاح المادة الجينية يعد تحديا أساسيا لكل أشكال الحياة، وقد استجابت الأنواع، عبر الزمن الجيولوجي، بتنمية تنوع واسع من الآليات الخلوية لإصلاح الدنا، وفي أنواع أخرى اكتشف العلماء مسارات إصلاحية يمكنها كيميائيًا إصلاح أي شكل من أشكال الخلل في الدنا: تقريبا مثل انقطاع في أحد الأشرطة، أو في الشريطين، والارتباطات البينية أو الضمنية بين الأشرطة، والتغيير الكيميائي للقواعد، وعدم ملاءمة ازدواجات القواعد وغير ذلك، وتعد بعض مسارات إصلاح الدنا بسيطة وتقوم بتنفيذها إنزيمات مفردة، على حين توجد غيرها معقدة ويشترك فيها عشرات من الإنزيمات التي تعمل بتناغم. ولبعض المسارات وظائف مفردة، على حين تلعب غيرها أدوارًا في عمليات خلوية متنوعة، ويبدو أن لبعض الجينات المسئولة عن إصلاح الدنا مهام متفردة، على حين تتداخل وظائف غيرها وتتراكب بما يمثل فائضا نسبيًّا لبعض جوانب إصلاح الدنا.

وقد تناول آيسن وهاناوالت هذا التباين في آليات إصلاح الدنا من خلال إجرائهما أولا لبحث بالكمبيوتر في قواعد بيانات الجينومات المتاحة؛ للتعرف على وجود أو غياب العشرات من الجينات المختلفة في عديد من الأصناف، وشمل بحث الكمبيوتر مسحا كاملا لجينومات ١٤ نوعا من البكتيريا، تمثل المجالين التطوريين الأولين للخلايا الحية بدائية النواة (بروكاريوت **Prokaryotic**) (البكتيريا والأرشانيا **Archaea**)؛ بالإضافة إلى نوعين (الخميرة والإنسان) يمثلان الكائنات ذات الخلايا الحقيقية **Eucarya** (خط تطوري أساسي ثالث، يضم الأنواع فيه، بعكس البروكاريوت والكروموسومات في نواة خلية ذات غشاء)، ثم استخدما شجرة تصنيف خواص جزيئية كخلفية، كما استخدما منطق خارطة تصنيف الخواص التطوري لاستخلاص تأريخات الاكتساب أو الخسران لكل جين يكون لمنتجه البروتيني دور معروف في إصلاح تلف الدنا.



شكل ٦ ـ ٨

كلادوجرام للمجالات الثلاثة العظمى لتطور الحياة (بكتيريا، وأرشانيا، ويوكاريا (نوايا حقيقية)، ومطابق عليه الاكتسابات (+)، والفقدان (−) لجينات مختلفة ذات علاقة بإصلاح الدنا (آيسن وهاناوالت ١٩٩٩)، ويشير كل اكتساب أو فقدان تحديدًا إلى جين معلوم، ولكن لمجرد التبسيط (ونظرًا لضيق المكان) فقد جرى التعريف الواضح لمنظومة واحدة فقط من المواقع (المسجلة على الفرع المؤدي إلى البكتيريا).

وقد أضاء هذا البحث (نتائجه المختصرة فقط، هي الموضحة بالشكل ٦ -٨) نقاطا عديدة بشأن التأريخات التطورية لآليات إصلاح الدنا؛ أولا: لمختلف أشـكال الحياة أنظمة متباينة تماما لإصلاح الجينات، ولقدرات الإصلاح. وعلى الرغم مـن أن بعض مواقع إصلاح الدنا (وخصوصا **RecA** الذي يشارك في إعادة ضم الدنا) كان لها وجود في كل -أو تقريبا كل- الأنواع المدروسـة. فـإن معظـم جينـات الإصلاح كانت مقصورة على فروع معينة في شجرة التصنيف. وفي الواقع بدا أن نشأة بعض مواقع الإصلاح حديثة نسبيًا؛ مما يدل على أن تطور قدرات إصـلاح الدنا عملية مطردة ثانيًا: بدا أن التوزيع التصنيفي لمواقع إصلاح الدنا. نـاتج عـن اكتساب جينات معينة وفقداتها، ومسارات جينية عبر فروع محـددة فـي شـجرة التصنيف، وعلى سبيل المثال فإن دستة الجينات المبينة في الـشكل ٦-٨، تـرجح نشأتها في خط التطور المؤدي إلى البكتيريا، ثالثًا: أتاحت تحليلات الفايلوجينومكس التوصل إلى استنتاجات بشأن آليات حدوث بعض التغييرات الجينية الكامنـة وراء إصلاح الدنا. وعلى سبيل المثال كشفت التحليلات المفصلة للتسلسل عـن احتمـال إسهام إحداث ازدواج الجينات في ازدهار مواقع إصلاح الدنا عند الجذع الرئيـسي للشجرة الكلية، وكذا عند جذع الكائنات ذات الخلايا الحقيقيـة. وأخيـرا: سـاعدت تحليلات الفايلوجينومكس في الكشف عن بعض المواقف التي يبدو فيها أن لـبعض المسارات الوظيفية المتشابهة لإصلاح الدنا أصولاً تطورية مختلفة تمامـا. ولعـل أفضل الأمثلة توثيقًا لهذه الظاهرة يتـضمن **NER (Nucleotide excision repair)** استئصال النيوكليوتيدات والتحامها، التي تشمل أنظمة متعددة من الجينات والآليات الخلوية في أنظمة البكتيريا، في مقابل أنظمة ذوات الخلايا الحقيقية.

يعد هذا النوع من التمارين الفايلوجينوميكية -إلى حد كبير- ضربًا آخر مـن أمثلة رسم خرائط تصنيف الخواص، وإن كان على مستوى أكثر شمولا. وتقع قيمتها - مثل مشاريع تصنيف الخواص الأخرى- في تـشجيع الفهـم التطـوري العميـق

للظواهر البيولوجية (في هذه الحالة إصلاح الدنا) بإضافة منظور تاريخي لما قد يبدو بدونه مجرد سرد معاصر للعمليات الوظيفية في الأنواع الحية.

الأحماض النووية المتجولة

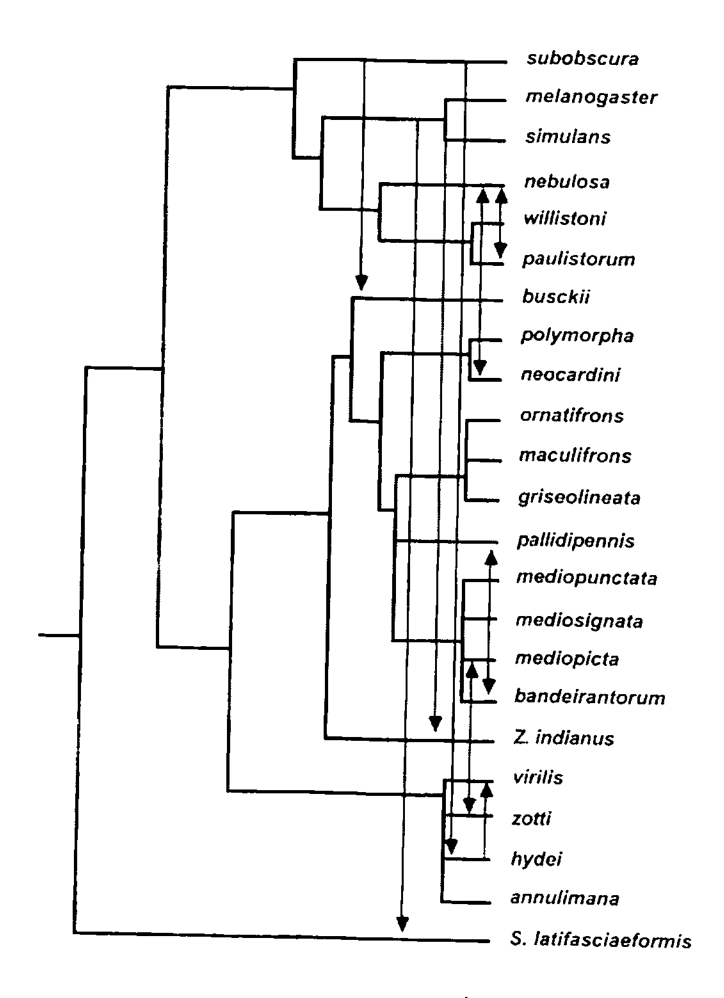
ليست كل تصنيفات الكائنات مشابهة للأشجار ١٠٠٪؛ بمعنى كونها متفرعة وذات نظام هرمي، وبدلاً من ذلك تتصل الفروع الرأسية في بعض أشجار التصنيف ببعضها البعض بدرجات متفاوتة، من خلال آليات مختلفة لانتقال الجينات جانبيًا (أو أفقيًا) في وقت لاحق للعقد المعنية، (يرجى ملاحظة أن الاتصال الرأسي في شجرة التطور يعني تقليديًا: انتقال الجينات من آباء إلى ذرية عبر الأجيال، على حين تعني الاتصالات الجانبية: تحرك جانبي للجينات بين خطوط معزولة تناسليًا، ونظرًا إلى أن كل التصنيفات الممثلة في هذا الكتاب ملتفة ٩٠° بالنسبة إلى شجرة عمودية، فإن أي مناسبة للانتقال الجانبي ستمثل هنا كخط أفقي ثانوي، يربط بين خطين أفقيين متجهين من اليسار إلى اليمين). فإذا كان معدل حدوث الانتقال الجانبي مرتفعا أثناء تطور أي مجموعة تصنيفية معينة، فلعل التمثيل التاريخي السليم يبدو -في أقصى حالاته- أقرب إلى شكل شبكة جينية منه إلى شجرة تصنيف تقليدية.

وتتمثل إحدى الوسائل التي تنتقل بها الجينات بين نوعين لصيقي القرابة في التهجين البيني Introgressive hybridization، وعلى سبيل المثال يحدث تهجين -أحيانًا على الأقل- بين كثير من الأسماك المتجانسة (بصفة النسب تصنيفاً) في الطبيعة. فإذا كانت الذرية الناتجة قادرة على الحياة والتكاثر، فقد تعود إلى التكاثر مع أحد الأنواع الأصلية، وتبني بذلك جسرًا لتبادل الجينات بينيًّا (أي التهجين البيني Introgression)، ومثل هذه الحالات موثق عمليًّا بصورة جيدة في

مجموعات كثيرة من الأسماك والفقاريات الأخرى واللافقاريات والنباتات، ولا يقتصر انتقال الجينات بالتهجين على الانتقال أفقيًا فحسب؛ لأن الانتقال الرأسي (من الآباء إلى الذرية) يحدث أيضًا عبر الأجيال المتعاقبة. وبغض النظر عن كل شيء فعندما تطابق على أي تصنيف تطوري أطول زمنًا، فإن كل حادثة للانتقال الجيني البيني تبدو كأنها تبادل جانبي فوري للجينات بين الفروع القريبة في الشجرة.

ويتمثل طريق آخر للانتقال الجانبي للجينات فيما يبدو من الوحدات المتنقلة **Transposable elements** أو الجينات القافزة **Jumping genes**، وعادة يقتصر نشاط هذه الوحدات داخل خط خلوي معين (أجزاء صغيرة من الدنا، يمكنها القفز من مكانٍ ما على أحد الكروموسومات إلى مكان غيره)، ولكن الدلائل العملية تشير إلى إمكانية تسللها عبر حدود الأنواع أيضًا، وتتضمن إحدى الحالات المعنية وحدات الجيبسي (الوحدات الغجرية) **Gypsy elements** في ذبابة الفاكهة دروسوفيليا **Drosophila**، وتتكون كل وحدة من قطعة من الدنا تشبه الفيروس، وطولها ٧٥٠٠ زوج من النيوكليوتيدات، وتحمل شفرة عدة بروتينات يتولون مسئولية نسخها هي ذاتها وتحديد مدى عدواها.

وتظل كل وحدة– في الأوضاع الطبيعية– ساكنة في موقعها الأساسي في الجينوم، وتنتقل رأسيا عبر الأجيال؛ مثلها في ذلك مثل أي جين عادي آخر، ويحدث من آنٍ إلى آخر، أن تحتل موقعا جديدًا على أحد الكروموسومات (من خلال وسيط من الدنا)، ويحدث في حالات نادرة أن تقفز واحدة من هذه الوحدات الارتجاعية **Retrotransposable** إلى نوع حي آخر، وتبدو هذه الانتقالات أفقية بحق؛ إذ إنها لا تتضمن الانتقال من الوالدين إلى الذرية، ويعتقد بدلاً من ذلك، أن انتقال الجيبسي وما شابهها من جينات قافزة أخرى يتم بين الأنواع؛ إما بأسلوب تلقائي، وإما من خلال امتطائها لناقل بيولوجي مثل الفيروسات أو البكتيريا أو الحشرات الطفيلية، وفي بعض الأحيان ترافق بعض جينات العائل الأصلي هذه النواقل المتحركة في رحلاتها.



شكل ٦ ـ ٩

رؤية تطورية لــ٢٣ نوعًا من الدروسوفيليا وذباب الديبتران القريب لها (هير يديا وزملاؤه ٢٠٠٤). تمثل الخطوط السميكة التصنيف التطوري للأنواع: اعتمادًا على الاتفاق العام بشأن الدلائل الجينية الجزيئية المتعددة، أما الخطوط الرفيعة ذات الأسهم فتشير إلى الحالات التي يبدو فيها أن الوحدات الغجرية تحركت منها جانبيًا بين فروع غير متجاورة على الشجرة، وقد تم تقدير حدوث هذه الانتقالات الجانبية للجينات منذ ما بين ١,٢ إلى ٣,٤ ملايين سنة مضت.

ويلخص الشكل ٦-٩ عديدًا من الحالات المسجلة التي يبدو فيها تخطي تلك الوحدات القافزة لحدود النوع البيولوجي في أثناء تطور الدروسوفيليا، وفيما يتعلق بالوحدات القافزة في حد ذاتها فإن هذه الأحداث المتشابكة تحول شجرة طبيعية لتصنيف الخواص إلى شبكة أكثر تعقيدًا للارتباطات التاريخية، وعلى أية حال يبقى تركيب الشجرة الأساسي لهذه الأنواع واضحًا من خلال كثرة تحليلات تصنيف الخواص الجزيئية لعناصر كثيرة أخرى من جينوم الدروسوفيليا، وفي الواقع فإن مثل تلك المفارقات أو التعارضات الصارخة بين التصنيف القائم على تسلسل النيوكليوتيدات للوحدات القافزة، والتصنيف الجيني المتفق عليه لنوع العائل، هي التي أتاحت الدليل الأول (وما زال أقوى الأدلة) على وقوع أمثلة عرضية للانتقال الجانبي للوحدات القافزة أثناء تطور الدروسوفيليا.

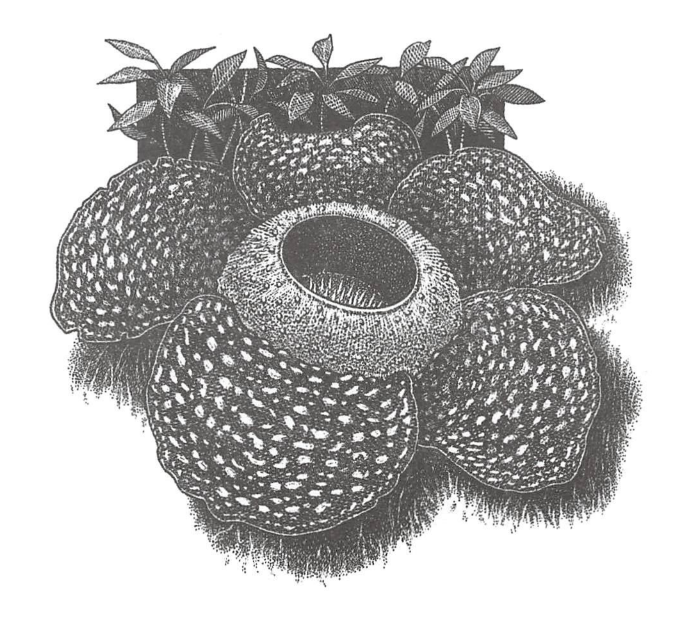
ويتمثل نوع ثالث، أكثر إثارة، من التطور المتشابك في اندماج الجينومات، ولعل أشهر الأمثلة في هذا الصدد هو التزاوج القديم جدًا بين الخلايا الميكروبية، بدائية النواة، الذي أدى إلى ظهور أول خلايا حقيقية (ذات نواة كاملة) منذ أكثر من بليوني سنة، حين توحدت الجهود آنذاك بين أحد أنواع البكتيريا، يحمل المكونات البدائية لجينوم المايتوكوندريا، وبين نوع معين آخر من البكتيريا، يحمل المكونات الأولية لعديد من الجينات التي استقرت بعد ذلك في نواة الخلية الحقيقية، ويمكن رؤية آثار هذا الحدث حتى اليوم في التشابه الشديد لبعض جينات المايتوكوندريا مع تلك الموجودة في البكتيريا الحديثة، إلى درجة أكثر من تشابهها مع جينات مقارنة مستقرة في أنوية الخلايا الحقيقية (انظر التصنيف الجيني لإصلاح الدنا أعلاه من أجل وصف مجالات الفايلوجينومكس الأساسية)، وقد حدث اندماج تكافلي آخر **Endosymbiotic** في النباتات في الخلايا الحاملة لجينوم الكلوروبلاست، مع تلك المستقرة في النواة والمايتوكوندريون، ويعتقد كثير من العلماء اليوم أن عديدًا، إن لم يكن كثيرًا، من مثل هذه الاندماجات الجينومية حدثت مبكرًا في تاريخ الأرض، وأن شجرة الحياة المبكرة كانت أشبه بدغل متشابك.

هذا، وتتسبب كل أشكال الانتقالات الجانبية المذكورة عاليه في تعقيد تحاليل تصنيف الخواص التطوري، ذلك أنها تتجاوز الافتراضات العادية بشأن إعادة بناء الشجرة، ومن المثير حقًا، أن التوثيق الجوهري لانتقال الجينوم الجانبي يعتمد إلى حد كبير على تحاليل تصنيف الخواص المقارن؛ لأن أحداث الانتقال الجانبي (ربما باستثناء ما يحدث بالتهجين البيني غير شائعة نسبيًا في التطور (مقارنةً بالانتقال الرأسي)، وعلى ذلك فمن غير المرجح ملاحظتها بأسلوب مباشر، وعادةً يجري التعرف المبدئي على الانتقال الجانبي في أول الأمر، بوصفه مفارقة طوبولوجية بارزة بين شجرة تصنيف لقطعة معينة من الدنا، وبين ما هو متفق عليه بشأن تصنيف الخواص التطوري للعضو، ولا بد ساعتها من إجراء متابعة بحثية من أجل التخلص من الافتراضات المتنافسة حول المفارقة البادية، والنقطة المهمة هنا أنه حتى في سياق دراسة إحدى ظواهر الانتقال الجانبي، حيث تبدو وسائل تصنيف الخواص غير ملائمة في ظاهرها، إلا أن تحليل تصنيف الخواص التطوري يظل أداةً لا غنى عنها للوصول إلى استنتاجات سليمة بشأن العمليات التطورية.

انتقال الجينات من عائل إلى طفيل

كما تم شرحه في الجزء السابق، فلا تتم كل انتقالات الدنا أثناء التطور بأسلوب رأسي بحت؛ أي من الوالدين إلى الذرية، وفي بعض الأحيان تنتقل أجزاء صغيرة من مادة الجينات أفقيًا (جانبيًا) بين الأنواع، ويأتي الدليل التجريبي لمثل هذا الانتقال الجانبي من مفارقة كبرى من تصنيف الخواص الشامل للنوع (كما تؤكده معظم المعلومات الجينية داخل الخطوط المعنية)، وبين تصنيف الجينات لقطعة الدنا المعينة، المفترض أنها انتقلت جانبيًا، وفي قول آخر: قد تبرز قطعة الدنا الشاذة في البنية الطوبوغرافية لشجرة التصنيف، وكأنها أصبع ملتهب مسبب للألم في وجه الاتفاق العام بشأن تصنيف الجينوم المحتوي عليها.

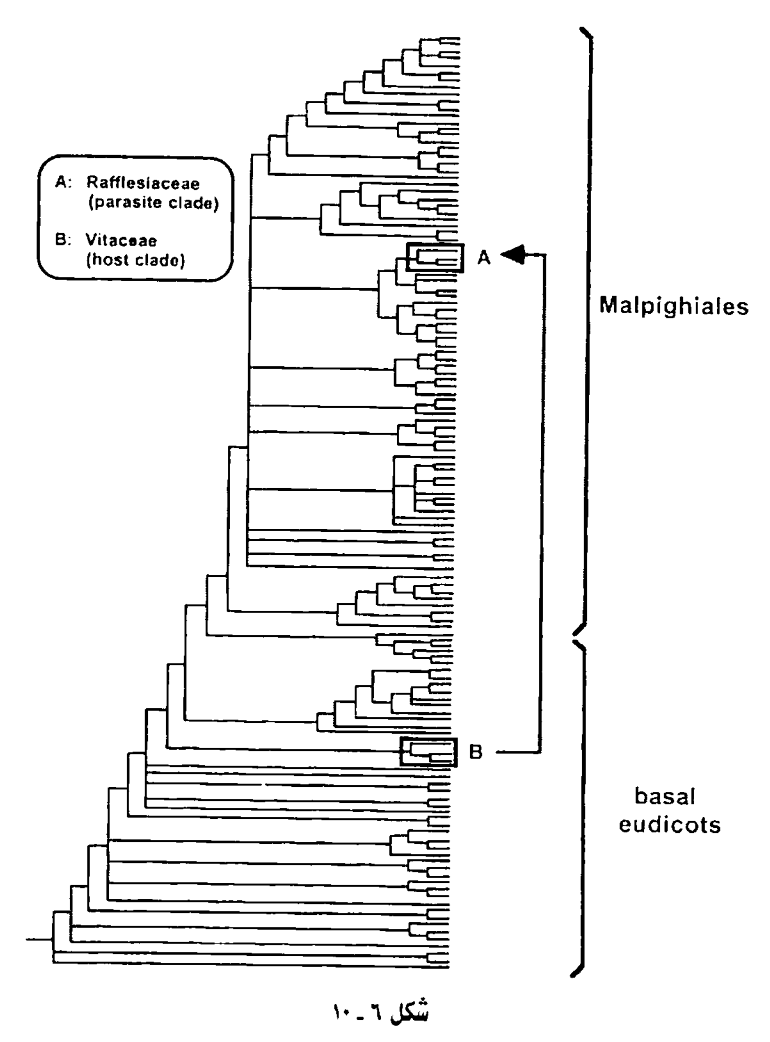
وفي أغلب الأحيان، لا تعرف الآلية الكامنـــة وراء واقعـــة انتقـــال جـــانبي بالتحديد، ولكن تشير الملابسات البيولوجية في بعض الأحيان إلى أسلوب محتمـــل للانتقال الجانبي، وتتضمن إحدى الحالات الممثلة لهذا الموقـــف ظـــاهرة التطفـــل الكامل الداخلي **Endophytic holoparasitic** التي ترتبط فيها نباتات طفيليـــة مـــن عائلة رافلسياشيا **Rafflesiaceae** والنباتات العائلة لها من عائلة فيتاشـــيا **Vitaceae** جدير بالذكر أن الإندوفايت **Endophyte** هو نبات يعيش داخل نبات آخـــر، وأمـــا الهولو بارازايت **Holoparasite** فهو طفيل إلزامي؛ أي لا يستطيع الحياة بعيدًا عـــن عائله، وفي وقتٍ ما ليس ببعيد جدًّا في ماضي التطور، وفي أثناء التقيد العـــضوي في هذا الاحتضان الطفيلي الداخلي، يبدو الآن مرجحًا أن قطعة صغيرة مـــن الـــدنا انتقلت جانبيًّا بطريقةٍ ما أو بأخرى من خط الفيتاشيا العائل؛ لتتـــدمج فـــي جينـــوم المايتوكوندريا لطفيلها الإلزامي من الرافلسياشيا.



زهرة رافليشيا

وتشتهر نباتات عائلة الرافلسياشيا (رتبة مالبيجياليس **Malpighiales**) بصفة خاصة بشكلها الظاهري وأسلوب حياتها غير المعتاد، وتستقر عضويًا في نباتات الفيتاشيا من جنس تتراستيجما **Tetrastigma**، وبما أنها تعتمد غذائيًا على عوائلها، فإنها تفتقر إلى الأوراق، والجذوع، والجذور التي تميز النباتات حرة المعيشة، وعلى الرغم من هذا الاختزال الشديد في أجزاء الجسم التنموية فلهذه النباتات زهور لا تخطئها عين، فهي الأكبر- وإن اختلفت الآراء بشأن كونها الأغرب- في العالم، ويصل قطر هذه الزهور الممسوخة إلى متر، وتنمو جيدًا بعيدًا عن النبات العائل وتشبه اللحم النتن، مما يجذب إليها الذباب آكل الجيفة الذي يلقح الزهور.

وتشير الدلائل المورفولوجية، وكذا الدلائل الجينية الجزيئية، إلى أن الأنواع الموجودة من الرافلسياشيا الطفيلية منغمسة تصنيفيًا داخل المالبيجياليس، وهي حزمة كبيرة من النباتات المزهرة، وتضم تصنيفيًا ٢٧ عائلة وحوالي ١٢ رتبة، وعلى ذلك يكاد يكون مؤكدًا أن الرافلسياشيا لا تمت عن قرب بأي حال من الأحوال لعائلها من الفيتاشيا، التي تبدو في المقابل كنبات ثنائي الفلقة (نباتات يحمل جنينها ورقتين أو أكثر) في شجرة التصنيف التطوري لخواص النباتات المزهرة (أنجيوسبيرم **Angiosperms**)، وهذه العلاقات المفترضة موجزة في الإطار المناسب في الشكل ٦-١٠، وهي مدعومة بتحاليل تسلسلات الدنا من كل من جينات الأنوية والمايتوكوندريا، وكذلك بحقيقة تميز الأنواع في حزمة الفيتاشيا بعدة صفات سينابومورفية **Synapomorphic** (مثل بذور بدائية، وآسدية مقابلة للبتلات، وتركيب معين للكلوروبلاست) غير موجودة في الرافلسياشيا.



شكل ٦ ـ ١٠

تصنيف تطوري جزيني متفق عليه لأكثر من ١٣٠ نوعًا من النباتات المزهرة (تمثل المالبيجياليس ومختلف الخطوط الأساسية لذوات الفلقتين): استنادًا إلى تسلسلات الدنا من عديد من الجينات التي جرت دراستها من الأنوية والمايتوكوندريا (دافيز ووردالك ٢٠٠٤). يشير السهم إلى الانتقال الجانبي المشتبه فيه لجين ناد١ من عائل من الفيتاشيا إلى طفيله من الرافلسياشيا (انظر النص).

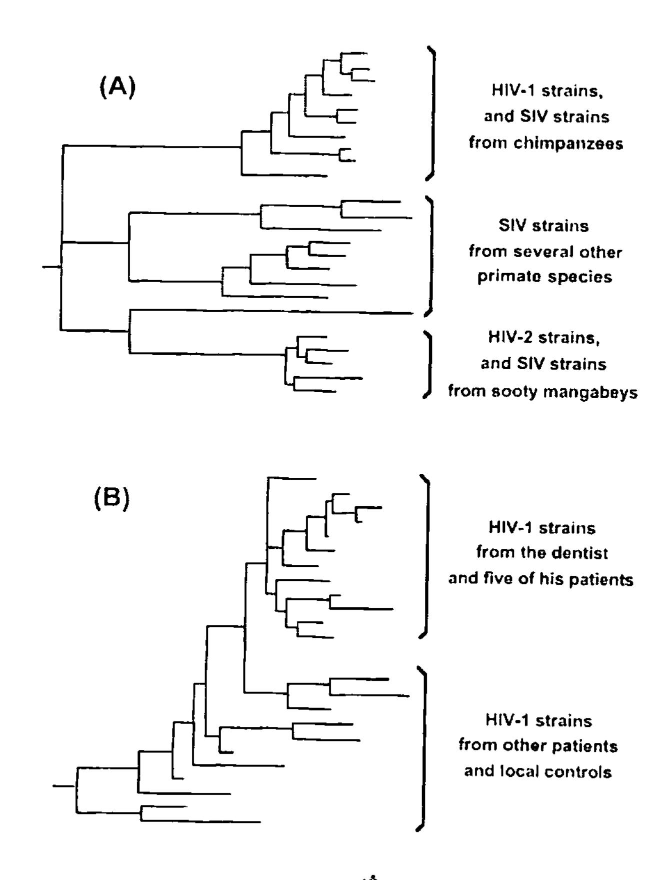
بناء على ذلك، كانت مفاجأة كبيرة لمجتمع علماء النبات عندما وجد دافيز ووردداك Davis and Wurdack ٢٠٠٤ أن تسلسلات الدنا من أحد جينات المايتوكوندريا (ناد ١ nad 1)، جمعت بين الرافلسياشيا الطفيلية وبين عائلها من الفيتاشيا، بدلاً من أبناء عمومتها المفترضين من المالبيجياليس، وفي الواقع إذا كان "ناد ١" هو الدليل الوحيد لتصنيف الكائن لظهر أن كلاًّ من الطفيل والعائل لصيقي القرابة، ولكن ذلك يتعارض صراحةً مع كل الدلائل التصنيفية المشار إليها عاليه، والتي جاءت من واقع بيانات تسلسل الدنا في مواقع أخرى، وكذا من المورفولوجيا المقارنة، وعلى ذلك يبدو أن "ناد ١" يمثل شذوذًا تصنيفيًا بالغًا، وقد استنتج الباحثان أن هذا الموقع لا بد وأنه انتقل جانبيًا من العائل إلى الطفيل (انظر السهم في الشكل ٦-١٠) بزمن طويل بعد الانفصال التصنيفي الأقدم لخطوط السلف في الماضي التطوري البعيد.

وعلى الرغم من بقاء هذا الاستنتاج استدلاليًا، اعتمادًا على دليل (تصنيفي) غير مباشر، بدلاً من كونه دليلاً آليًا مباشرًا، فإنه يشير بقوة إلى إمكانية نجاح تبادل قطع صغيرة من الدنا بين أنواع معزولة جنسيًا، ومتفرقة تصنيفيًا، ولكنها تعيش في تقارب عضوي شديد (وربما حتى من دون الحاجة إلى ناقل وسيط مثل أحد الفيروسات أو البكتيريا)، ولعل المزيد من الاختبارات التصنيفية الجزيئية المتعلقة بالطفيليات وعوائلها (وكذا أيضًا بين المشاركين في أنماط أخرى من ارتباطات التعايش التكافلي، وغير التكافلي) تكشف عن مزيد من هذه الأمثلة عن التطور المتشابك، وفي الواقع بدأت بعض الدراسات الحديثة (انظر الأمثلة في قائمة المراجع) في رسم صور للتصنيف تبدو فيها الارتباطات المتشابكة المسببة بأحداث الانتقالات الجانبية بكثافة لم تكن متصورة من قبل، بين خطوط نسل متفرقة عديدة؛ سواء للنباتات أو الحيوانات.

تعقب فيروس الإيدز

تتطور بعض الكائنات بسرعة على المستوى الجزيئي بما يسمح بتحليلات علاقاتها الجينية عبر السنوات المعاصرة أو حتى الشهور، ويتمثل أفضل الأمثلة في الفيروسات المعروفة باسم رتروفايرس Retroviruses أو الفيروسات الارتجاعية أو المنعكسة، وهي معدية وكثيرًا ما تسبب الأمراض وتتحور فيها الأحماض النووية (رنا RNA في هذه الحالة)، وتتشعب بمعدل سريع يصل إلى مليون ضعف معدل الدنا التقليدي في جينومات معظم الأنواع الأخرى، ويمنح هذا المعدل الاستثنائي للتطور الجزيئي قدرة كامنة هائلة لمجموعات فيروسات الرنا على التأقلم، وكثيرًا ما تتضمن ميلاً إلى تنمية مناعة جينية سواء تجاه اللقاحات الطبية أو تجاه الأنظمة الطبيعية المضادة لدى العائل، كما يتيح أيضًا للعلماء مراقبة التغييرات التطورية في الفيروسات الارتجاعية بشكل مباشر في الزمن المعاصر.

ويمكن لنتائج هذه التحليلات الجينية أن تكون ذات أهمية في الطب وفي انتشار الأمراض، كما تبين من دراسات فيروسات الـHIV (فيروسات مرض نقص المناعة في البشر) التي تسبب مرض الإيدز (AIDS)، وهناك مجموعتان محددتان من هذه الفيروسات الارتجاعية، التي يبدو أنها غزت النوع البشري في بدايات القرن العشرين في شكل الفيروسات المسببة لنقص المناعة المكتسب في القردة (Simian immunodeficiency viruses SIVs) التي تصيب الحيوانات الرئيسة البرية في أفريقيا، وقد اتضح كثير من التفاصيل التاريخية المتعلقة بالمصادر الجغرافية وتواريخ هذه الانتقالات بين الأنواع، ثم التطور التالي للفيروسات والانتشار العالمي لمرض الإيدز بين الإنسان العاقل "هومو سابيانس" Homo sapiens (الإنسان)، من خلال إعادة بناء تصنيف الخواص المستند إلى تسلسلات النيوكليوتيدات في الفيروسات الارتجاعية.



شكل ٦ ـ ١١

يبين الجزء A تصنيفا تطوريًا جزيئيًا يبين العلاقات الجينية بين فيروسات الـHIV-1 والـHIV-2 التي تصيب الإنسان، وفيروسات SIV المنتشرة في أنواع الرئيسات (هان وزملاؤه Hahn *et al.* ٢٠٠٠)، وجاءت فيروسات الـSIV المتضمنة في هذا التحليل من الشمبانزي العام، والسوتي مانجابي، وغيرها من أنواع مانجابي غير المحددة، وعدة أنواع من قردة الـGuenon من جنس *Cercopithecus* ، والماندريل (*Mandrillus sphinx*). و B- تصنيف تطوري جزيئي لسلالات فيروس HIV-1 معزولة من طبيب أسنان في فلوريدا (د. إيسر)، وعدد من مرضاه، وعديد من المصابين المحليين (مجموعات ضابطة)؛ أي مرضى مصابون بفيروس HIV من المجتمع نفسه (أو وزملاؤه Ou *et al.* ١٩٩٢). (لاحظ عدم استخدام مقياس الرسم نفسه في الشكلين. وعليه فلا يمكن مقارنة أطوال الفروع بشكل مباشر).

وفيما يتعلق بالأصول، فيوضح الشكل ٦-١١ (A) بإيجاز تصنيف الخواص الجزيئي، أن HIV-1، HIV-2 تطورا غالبًا عن فيروسات SIV من الشمبانزي العادي Pan troglodytes والسوتي مانجابي Sooty Mangabeys على التوالي، بعد غزوها للإنسان بوقت قصير، وغالبًا حدث التطور عبر أكثر من حادثة في كل منهما، وقد تركز الجدل (ولم يستقر في غالبيته) حول الكيفية التي انتقلت بها هذه الفيروسات الارتجاعية، وهناك فرضيات تتراوح من تواصل نسيجي حميمي بين الإنسان والقردة (مثل ما كان يحدث عند ذبح الشمبانزي والقردة للطعام) إلى احتمال تلوث الأمصال المستخدمة في مكافحة وبائيات شلل الأطفال في أفريقيا، ولم تلق دراسات التصنيف الجزيئي ضوءًا مباشرًا على الآليات المسببة للانتقال، ولكنها أوضحت بما لا يدع مجالاً للشك أن الفيروسات المسببة لمرض الإيدز في الإنسان يمكن تعقب تطورها الحديث إلى أكثر من مصدر من الحيونات الرئيسة.

أما فيما يتعلق بما حدث بعد ذلك من انتشار عالمي للإيدز فقد توصلت التقييمات الجينية لتصنيف الخواص إلى بعض التفاصيل الإضافية، بما في ذلك، في بعض الأحيان، التقدير الدقيق لتوقيت الاستيطان، وعلى سبيل المثال، ووفقًا للحسابات التي قام بها كوربر وزملاؤه Korber et al. ٢٠٠٠ المستندة إلى ما هو ملاحظ من معدلات تفرق تسلسل الفيروس، فقد أمكن تعقب كل الانتشار العالمي لفيروس HIV-1 إلى تسلسل مشترك لسلف الفيروس الارتجاعي Retroviral sequence، يرجع تاريخه إلى الثلاثينيات، كذلك أدت تحليلات تصنيف الخواص لتسلسلات جين الـHIV، في أعقاب تفشيه في الأمريكتين، بـ لي وزملائه Li et at. ١٩٨٨، إلى استنتاج احتمال وصول الفيروسات إلى هايتي (من أفريقيا) خلال الفترة من ١٩٦٩- ١٩٧٥، ثم انتشرت بعد ذلك إلى فلوريدا وباقي الولايات المتحدة خلال ١٩٧٥- ١٩٧٩، ولعل أكثر الجوانب المثيرة للإعجاب في إعادة بنية هذه التصنيفات هي الفترة الزمنية القصيرة التي تمت فيها، ومن المعروف أن

الساعات الزمنية لفيروسات **HIV** هذه تدق بسرعة كبيرة؛ بحيث تتراكم أعداد كبيرة من استبدالات النيوكليوتيدات في غضون سنوات وعقود، بدلاً من احتياجها إلى قرون وعصور.

وقد وجدت تحليلات تصنيف تسلسلات الـ**HIV** طريقها أيضًا في تطبيقات الطب الشرعي في القضاء الجنائي، وقد شملت إحدى القضايا أحد أطباء الأسنان (الدكتور دافيد إيسر **David Acer**) (وأظهرت تحليلاته الطبية أنه موجب بالنسبة للـ**HIV**)، وسبعة من مرضاه الذين أصيبوا بـ **HIV-1**، وقد شهدت إحدى المريضات قبل وفاتها بسبب الإيدز أمام الكونجرس الأمريكي بخلوها من عناصر الخطورة التي يمكن أن تعرضها للعدوى (عدم تناول العقاقير أو المخدرات، ولا نشاط جنسي، ولا نقل دم)، مما جعلها تعتقد أن عدواها لا بد أن تكون حدثت من الدكتور "إيسر" في أثناء الإجراءات الروتينية في طب الأسنان. وقد أدى ذلك بعدها بوقت قصير إلى إحالة الأمر إلى التحقيق الطبي. وقد اتضح من تحليلات التصنيف الجزيئي أن سلالة فيروس **HIV-1** الموجودة لدى السيدة، وكذا لدى أربعة آخرين من مرضى الدكتور "إيسر"، مرتبطة جينيًا بفيروس **HIV-1** الموجود لدى الدكتورة "إيسر" (الشكل ٦-١١ **B**)، وفي الواقع كان التشابه الجيني بين الفيروسات في كل تلك الحالات قويًا جدًا، مثل التشابه الذي يمكن أن يلاحظ في حال ما لو أخذت كل العينات من شخص واحد على فترات متعاقبة، أو كالشبه بين فيروس من الأم ووليدها المصاب مباشرة. وقد أعطت هذه النتائج الجينية الجزيئية أول تأكيد جيني على احتمال انتقال فيروس **HIV-1** (يفترض أنه غير مقصود) من اختصاصي طب الأسنان إلى مرضاه.

الفصل السابع

التوزيعات الجغرافية

تعد الجغرافيا سمة أخرى يمكن إخضاعها لخرائط تصنيف الخواص التطوري، وفي هذه الحالة تطابق الترتيبات الجغرافية للأنواع (أي حالات صفاتهم بالنسبة إلى المكان) على التصنيفات التطورية كما تقدر من البيانات الجزيئية أو غيرها من البيانات الجينية. والهدف المعتاد هو الإيضاح المتبادل لكل من التأريخات الجيولوجية لأشكال الأرض (أو كتل المياه)، والتأريخات التطورية لخطوط الكائنات التي سكنت تلك المساحات، وعلى سبيل المثال بزغ برزخ بنما تدريجيًا فوق سطح الماء منذ حوالي ثلاثة ملايين سنة، خالقًا جسرًا أرضيًا سهّل تحركات الكائنات الأرضية بين شمال أمريكا وجنوبها، ومانعًا، بكل فاعلية. تبادل الجينات بين المجموعات البحرية في المناطق الاستوائية الأطلسية وغيرها في المحيطات الهادئة، ويمكن اليوم دراسة التأثيرات الفايلوجينية لهذا الحدث الجيولوجي– الطبيعي، بمقارنة الأنماط الجزيئية ضمن الأنواع الحية في هذا المكان من العالم.

وبكل دقة في القول، فإن السمات الجغرافية لا تتطور (فالوحدات البيولوجية فقط هي التي تفعل ذلك)، ولكنها تتغير بكل تأكيد عبر الزمن؛ نتيجة القوى الجيولوجية وغيرها من القوى الفيزيائية في العالم، ويمكنها بالتأكيد ترك آثار كبيرة على خطى تطور الجينات في التجمعات المتماثلة، والأنواع لصيقة الصلة ببعضها البعض، والمجموعات التصنيفية الأوسع؛ إضافةً إلى ذلك فإن مسارات التطور الموسومة بهذه الآثار التصنيفية التطورية كثيرًا ما تقود الباحثين إلى اكتشافات جديدة بشأن أنواع خفية. أو إلى ما لم يكن معلومًا من قبل عن مناطق حرجة في التنوع البيولوجي، مما قد يكون له أهمية خاصة في جهود الحفاظ على البيئة.

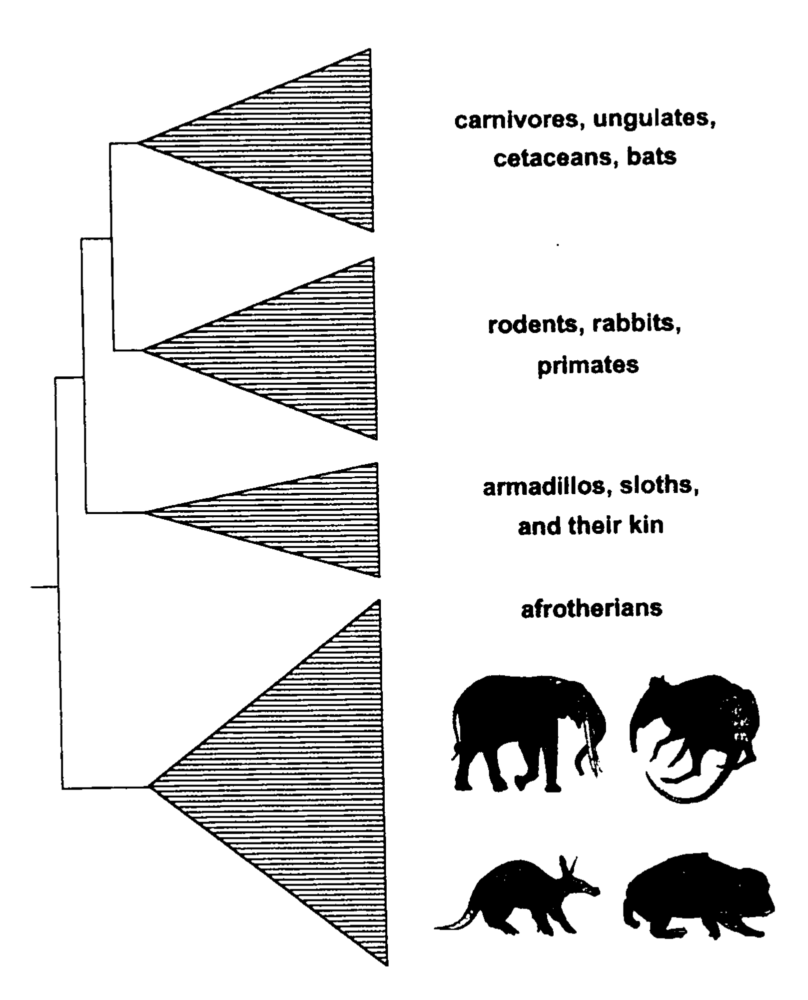
نظرية الثدييات الأفريقية

عرف الجيولوجيون على مدى العقود العديدة الماضية أن القارات تتحرك وتنجرف على سطح الكوكب، تبتعد عن بعضها أحيانًا، وتصطدم ببعضها البعض أحيانًا أخرى؛ مثل السيارات المتصادمة في مدينة الملاهي، وتبلغ القوى الجيوفيزيائية المشاركة درجات هائلة، مما يؤدي إلى الظهور التدريجي لسلاسل الجبال العظمى مثل الهيمالايا، وجبال روكي، والإنديز، وتتسم حركة كتل القارات بسبب حركة الصفائح التكتونية ببطئها الشديد (حوالي ٣ سم تقليديًا كل عام، كما قيست بالأجهزة الدقيقة)، ولكن حتى بهذا المعدل المشابه لحركة القواقع، فحري بابتعاد قارتين على مدى ١٠٠ مليون سنة، أن يخلق حوضًا مائيًا باتساع حوالي ٣٢٠٠ ميل، أو ما يقارب عرض المحيط الأطلنطي الشمالي أو الجنوبي.

وهذا هو ما حدث بالضبط في الواقع، وتشير الدلائل الجيولوجية على سبيل المثال أن أمريكا الجنوبية وأفريقيا كانتا متصلتين حتى زمن قريب يقدر بحوالي ١٥٠ مليون سنة مضت، وكانت كتل اليابسة الهائلة هذه، ضمن آخر بقايا جوندوانالاند، وهي قارة عظمى في نصف الكرة الجنوبي من العصر الميزوزوي (عصر الديناصورات)، والتي شملت أيضًا الهند، وأستراليا، والقارة القطبية الجنوبية، وكما انفصلت أفريقيا وأمريكا الجنوبية ماديًا بسبب حركة الصفائح التكتونية انفصلت أيضًا كائناتهما الحية الأرضية، بناءً على ذلك، وباستثناء حالات قليلة من الانتقالات بعيدة المدى (من خلال انتشار البذور مثلاً، أو عبر مسالك برية ملتفة عبر أمريكا الشمالية وكتلة أوروبا وآسيا)، فيفترض أن معظم النباتات والحيوانات في القارة الأفريقية، مضت في تطورها باستقلال عن تلك في أمريكا الجنوبية على مدى الـ١٠٠,٠٠٠ قرن الماضية، وقد تم حديثًا الكشف عن أحد الآثار البارزة لهذا الانفصال الجغرافي، ولدهشة الجميع اتضح أن مجموعة واسعة

من الثدييات الأفريقية، مما جرى تقليديًا النظر إليها بصفتها لا تمت إلــى بعــضها البعض بأية صلة، تشكل مجموعة تصنيفية تطورية قديمة ذات أصل واحد نــشأت وتفرقت على قارة أفريقيا المعزولة، وتضم هذه الحيوانــات: الأفيــال، وخنــازير الأرض **Aardvarks**، والزلم **Hyraxes** (وكان يعتقد أنهــا كلهــا قريبــة الــصلة لحيوانات أخرى ذات حوافر)، وذبابات فيلية صغيرة **Elephant shrews** (تصنف من الآن فصاعدًا كأبناء عمومة للقوارض أو الأرانب)، والخلد الــذهبي **Golden moles**، والتنريقات **Tenrecs**، (كان يظن في السابق أنها تنتمي إلى ثدييات أخــرى ممــن تتغذى على الحشرات مثل الشرو الزبابة والخلد، وبقر البحر **Sea cows**. ولم يتخيل أحد في الماضي احتمال أن هذه الكائنات الأفريقية المتباينة مورفولوجيًا، تنتمي إلى حزمة واحدة، ولكن هذا تحديدًا ما دأبت تشير إليه غالبية التحلــيلات الفايلوجينيــة الجزيئية الحديثة (شكل ٧-١)، وهذه الحزمة التي تضم تقريبًا ثلث الــ٢٠ رتبة من الثدييات الموجودة، هي ما يعتبرها كثير من الباحثين رتبة عليا باســم أفروثيريــا **Afrotheria**.

وتدل نظرية الأفروثيريا على أن التصنيفات التقليدية المعتمدة على الأشــكال الظاهرية خاطئة إذا فسرت بصفتها موجزًا للتصنيف التطوري، وبأســلوب آخــر أخطأ العلماء السابقون في تفسير مختلف الصفات المورفولوجيــة (مثــل وجــود الحوافر في خنازير الأرض، أو أشكال الجسد المشابهة لنفنران للزبابــات الفيليــة) باعتبارها توثق لسلف مشترك مع المجموعات غير الأفروثيريــة (مثــل الظبــاء **Antelopes**، والأحصنة (**Ungulata**)، والفئران (**Rodentia**) في تلك الحــالتين)، وفي ضوء الدليل الجزيئي الحديث فإن مثل هذه الصفات النوعية الظاهريــة تعــد الآن مضللة للتصنيف التطوري، من منطلق أنها ربما تطورت مستقلة في خطــوط الأفروثيريا، وفي خطوط غير الأفروثيريا، كذلك تدل نظريــة الأفروثيريــا علــى حدوث تشعب مورفولوجي شديد، ربما خلال الــ٧٥-١٠٠ مليون ســنة الماضــية داخل إحدى الحزم الكبرى للثدييات الأفريقية، مَنْ كان يمكن أن يتــصور مــثلاً أن الأفيال الضخمة أبناء عمومة من ناحية التصنيف التطوري للخلد الذهبي الضئيل؟



شكل ٧ ـ ١

تصنيف فايلوجيني جزيئي على مقياس عريض للثدييات المشيمية، يظهر عديدًا من التفرعات العميقة المحتملة، بما في ذلك التفرع المؤدي إلى الرتبة العليا "أفروثيريا" (آيزيريك وزملاؤه Eizirik *et al.* ٢٠٠١)، والحيوانات الأفروثيرية الموضحة صورها من اليسار إلى اليمين، بدءًا من أعلى اليسار هي: فيل، وذباب فيلي، وآردفارك، وهايراكس. استخدمت الصور بتصريح من جوناثان كينجرون Jonathan Kingdon .

ومن واقع أنواع مشابهة من الدلائل الجينية الجزيئية، أظهرت الشجرة التطورية الأوسع للثدييات المشيمية، على الأقل، ثلاثة فروع عميقة أخرى (شكل٧-١)؛ يتضمن أحدها الحيوانات ذات الحافر، والحيتان وما شابهها، (انظر أصول الحيتانيات، الفصل الخامس) والخفافيش، ومجموعات اللواحم، مثل القطط والكلاب. وتتضمن الثانية: القوارض، والأرانب، والرئيسات، وتتكون الثالثة من الحيوانات المدرعة **Armadillos** وحيوانات الكسل **Sloths** وأقاربها، ويعتقد خبراء التصنيف التطوري الجزيئي الآن أن كل هذه المجموعات انفصلت عن بعضها البعض، وبدأت تطورها التأقلمي الشعاعي خلال المراحل الأخيرة من العصر الميزوزوي منذ حوالي ٦٥-١٥٠ مليون سنة مضت، وتتوافق هذه الفترة الزمنية بالتقريب مع تفكك جوندوانالاند بفعل تحركات القشرة الأرضية، وبفصل كتل الأرض الجنوبية، بما في ذلك أفريقيا وعزلها، فربما يكون تفتت القارات هذا قد لعب دورًا أساسيا في إنتاج عديد من أفرع الشجرة المبكرة للثدييات.

ولا يتفق الجميع على النظرية الأفروثيرية؛ فعلى سبيل المثال استخدم زاك وزملاؤه **Zack et al.** ٢٠٠٥ دلائل الأحفورات وغيرها ليقترح منشأ أمريكيًا بدلاً عن الأفريقي للخط الأفروثيري (مع شيء من تعديل التعريف)، فإذا صح ذلك، فلن تكون هناك مشكلة فقط مع التسمية الحالية لهذه الحزمة؛ بل أيضا بالنسبة إلى الاستنتاج بأن نشأة الحزم ترجع تحديدًا إلى تفكك جوندوانالاند والانعزال الطويل للقارة الأفريقية عن أمريكا الجنوبية، وعلى الرغم من عدم استقرار الخلاف حول النظرية الأفروثيرية فإن حقيقة استمرار الجدل الساخن يعد شهادة في حد ذاته على مدى إثارتها المتأصلة للاهتمام.

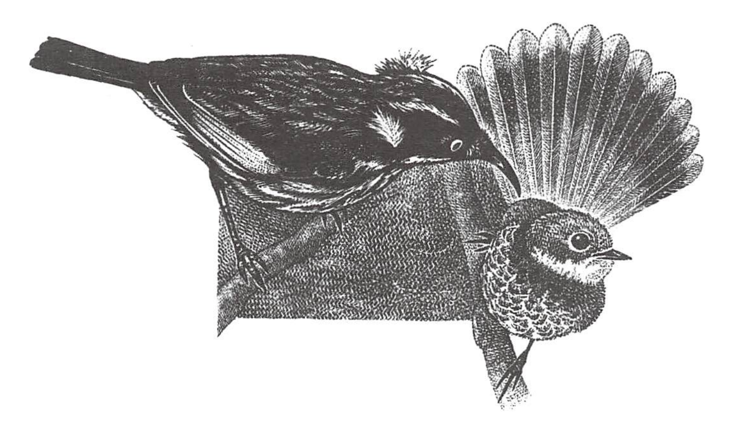
طيور أستراليا المغردة

عندما وصل اختصاصيو العلوم الطبيعية الأوروبيون إلى أستراليا منذ بضعة قرون قليلة، وجدوا هناك طيورًا مستوطنة عديدة بدت مألوفة لهم، وكان من بينها

طيور الصعو الساحرة (رين **Wrens**)، وهي طيور مغردة تصدر ألحانـــا جميلـــة، ولطيفة الطباع، وكثيرا ما تمتلك ذيلاً مثل ذيل الديكة، وتشبه طيـــور الــــ"ريـــن" الأوروبية، وكان الشبه كبيرا بين أنواع الثورنبيل **Thornbill** الأسترالية، وطيـــور "العالم القديم" في الحدائق الإنجليزية، من ناحية المظهر والسلوك. وكانـــت طيـــور السيتيلا **Sittellas** الأسترالية تهبط بطول فروع الأشجار، متخذة مسارًا حلزونيًـــا، باحثة عن الحشرات في لحاء الشجر، بالأسلوب ذاته تقريبًا الـــذي تتبعـــه طيـــور الناثاتش **nuthatches** في بلادها، كما ذكرتهم الطيور الأســـترالية المتـــسللة فـــي الأشجار "تريكريبر" **Treecreepers** التي تنقب في اللحاء في أثناء صعودها الملتف حول جذوع الأشجار بالطيور المتسللة البنية **Brown creepers** التي تفعل الـــشيء نفسه في إنجلترا.

ولم يكن مستغربا إذًا أن يصنف علماء العلوم الطبيعية هذه الطيور وغيرهـــا ضمن العائلات التصنيفية التي بدت أكثر ملاءمة لها، وعلى سبيل المثال وضـــعت السيتيلا ضمن عائلة الناثاتش المعروفة (**Sittidae**) في نـــصف الكـــرة الأرضـــية الشمالي، ووضعت الطيور الأسترالية المتسللة "تريكريبر" ضمن عائلـــة المتـــسللين الأوروبية- الأمريكية "سيرثيدي" (**Certhiidae**)، كمـــا صـــنفت طيـــور الـــصعو الساحرة - في بعض الأحيان- ضمن العائلة التقليدية للـــ"رين" (**Troglodytidae**)، وكان هذا هو حال تصنيف الطيور الأسترالية والعالمية حتى أوائل الثمانينيـــات.

ثم جاء عالما الطيور شارلز سيبلي **Charles Sibley** ، وجون ألكيست **Jon Ahlquist** ، وبدأا في إعادة تحليل التصنيف التطوري لأصناف طيور عديدة حول العالم، مستخدمَين تقنية جزيئية حديثة معروفة باسم تهجين دنا- دنا، وقد جمعا في النهاية عينات من الدنا من حوالي ١٧٠٠ نوع من الطيور من بين الـ١٠,٠٠٠ نوع الموجودة. وكما تبين، قلبت نتائج تهجين الدنا- دنا - بشكل أساسي- المفهوم العام بشأن عديد من الفروع العميقة في شجرة تصنيف الطيور.

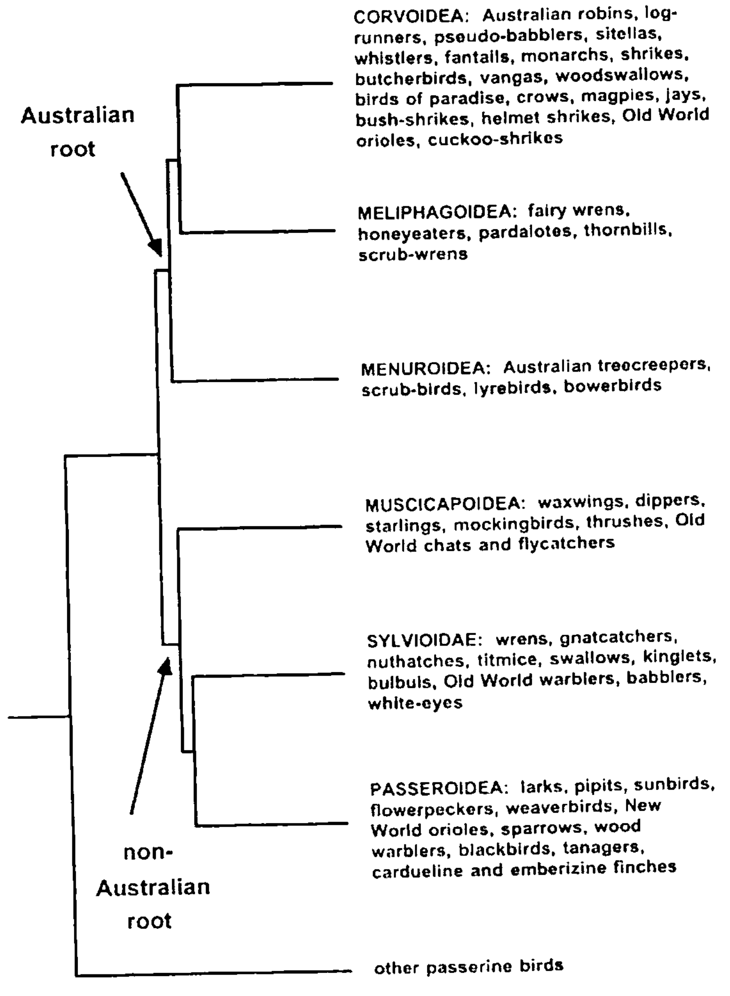


طائر آكل العسل من هولندا الجديدة، وطائر روفوس فانتيل

وقد أشارت النتائج الجزيئية، على وجه الخصوص، إلى أن كثيرًا من الطيور المستوطنة في أستراليا، لا يمت بصلة قرابة لصيقة للأنواع ذات المظهر المشابه أو السلوكيات أو أنماط الحياة، الموجودة في أنحاء أخرى من العالم.

وأشارت النتائج بدلاً من ذلك إلى أن أنواعًا متفرقة من الطيور الأسترالية مثل طيور الصعو الساحرة، وثورنبيل، وسيتيللا، والتريكريير (وغيرها كثير، بما في ذلك سكراب بيرد **Scrubbirds**، وفانتيل **Fantails**، ويسلر **Whistlers**، وودسوالو **Woodswallows**، وباردالوت **Pardalotes** ، هوني إيتر "آكل العسل" **Honeyeaters**)، كانت أقرب إلى بعضها البعض من ناحية التصنيف التطوري، عنها مع أشباهها المعنيين على التوالي من القارات الأخرى (شكل ٧-٢).

وبأسلوب آخر: يبدو أن كثيرًا من طيور أستراليا المغردة، تطور من سلف مشترك، وقد يعني ذلك أن مجموعة الطيور الأسترالية تشعبت من مجموعة مشتركة؛ لتحتل بيئات إيكولوجية متعددة في تلك القارة، كما أنه قد يعني أيضًا- كناتج ثانوي لهذا التأقلم الشعاعي- أن الطيور الأسترالية، وغير الأسترالية، تقاربت أحيانًا في أشكالها الظاهرية والسلوكية، مما أربك التصنيفيون السابقون الذين وضعوا تصنيفات خاطئة بعد أن فاتتهم معرفة هذه الظاهرة التطورية.



شكل ٧ ـ ٢

التصنيف التطوري لطيور الأوساين Oscine المغردة، استنادا إلى بيانات تهجين الدنا (سيبلي وآلكست ١٩٨٦)، وقد اقترح الباحثان وجود مجموعتين تاريخيتين عظيمتين: كورفيدا Corvida (من سلف أسترالي، ولكن لها أحيانا بعض الشعاعات التطورية في أنحاء أخرى من العالم)؛ وباسيريدا Passerida (من سلف تطوري غير أسترالي).

كذلك تشير هذه البيانات الجزيئية إلى أن التاريخ التطوري لكثير من مجموعة الطيور الأسترالية وازى بالتقريب مثيله في الثدييات ذات الأجربة "المارسوبيال". وقد تفكر كثير من علماء البيولوجيا بشأن التطور الشعاعي لذوات الأجربة في أستراليا، وبحقيقة أن مختلف خطوطها قد تقاربت في مظهرها ونمط حياتها مع الثدييات المشيمية في القارات الأخرى، وعلى سبيل المثال فإن حيوانات الكانجارو، آكلة الأعشاب، تعد إلى حد ما المكافئ الإيكولوجي للأيائل المشيمية، وخفافيش المارسيوبيال، تشبه إيكولوجيًا الوود تشاك **woodchucks** المشيمي، كما أن ذئب تسمانيا الجرابي **Tasmanian wolf** (اندثر الآن)، لعب دور الذئاب المشيمية في نصف الكرة الأرضية الشمالي، وعلى أية حال يعود الفضل إلى جراب الحضنات **Brood pouch** **(Marsupium)** وسمات مميزة أخرى تشترك فيها كل الجرابيات؛ لجعل المصنفين يعتقدون دائمًا وجود وحدة تصنيفية تطورية كامنة وراء الاختلافات المورفولوجية المتشعبة لهذه الثدييات الأسترالية، ويبدو الآن أن موقفًا مشابهًا ينطبق على كثير من طيور أستراليا المغردة.

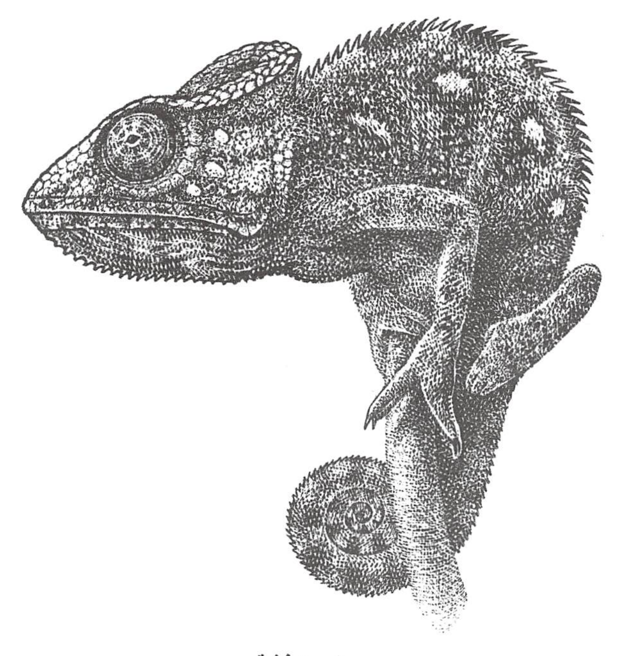
وقد يكون للسبب علاقة ما بحقيقة أن أستراليا كانت إحدى الكتل الأرضية الأكثر انعزالاً على مدى ما يقرب من ١٠٠ مليون سنة الماضية، بعد التفكك القديم لجوندوانالاند. وفي هذه الظروف الجغرافية المنعزلة يبدو أن الطيور المغردة (مثلها في ذلك مثل الثدييات الجرابية) ازدهرت وتشعبت، وكثيرا ما تقاربت في الشكل والسلوك مع كائنات غير ذات صلة في أماكن أخرى من العالم، وتمنح آثار خطيْ التصنيف التطوري لهذه العمليات التطورية، مثلاً بارزًا آخر عن كيفية مشاركة القوى الجيولوجية؛ مثل تحركات الصفائح التكتونية وانجراف القارات، وكذا الانتقاء الطبيعي، في تشكيل تكوينات الكوكب الأحيائية.

وقد أيدت– إلى حد ما– الدراسات الحديثة، المعتمدة أكثر على التحليلات المباشرة لتسلسلات الدنا (انظر مثلاً باركر وزملاءه **Barker et al.** ٢٠٠٤) النتائج

السابقة لسيبلي وألكست Sibley and Ahlquist ١٩٨٦ ، كما أنها عدلت إلى حد كبير بعض الاستنتاجات السابقة، وتبدو الأمور الآن أكثر تعقيدًا عما كان يعتقد في السابق، ويرجع ذلك جزئيًا إلى موجات الانتشار المتعددة للطيور المغردة من المراكز المختلفة لنشأتها، في أزمنة تطورية متعددة، التي طمست الصورة إلى درجةٍ ما، وعلى الرغم من ذلك فما زالت البيانات الجزيئية تشير إلى المنطقة الأسترالية بصفتها موقع حدوث تطورات شعاعية عظمى للطيور المغردة، التي ما يزال صداها الفايلوجيني مسجلاً حتى اليوم في جينومات الطيور المغردة الموجودة، وأما ما يظل ربما أكثر الأمور ادهاشًا، نمو كيفية التأثر الشديد لتشكيل عالم الأحياء الحديث بالأحداث الجيولوجية القديمة.

حرباءات مدغشقر

تعد الحرباءات Chameleons من الزواحف المألوفة (عائلة كامايليونيدي، عائلة فرعية كامايليونيني Chamaeleonidae, subfamily Chamaeleoninae)، وتتميز بعدد كبير من السمات المميزة التي تشمل ما يلي: لسانًا طويلاً قابلاً للمد، يصل طوله إلى حوالي طول جسم الحيوان ذاته، أصابع قدمين متقابلين (متواجهين) مع التحام فقراتها بأسلوب يتيح للحيوان الإمساك بالأغصان الصغيرة بحركة تشبه المصافحة، جسمًا مفلطحًا من الجانبين، مع شيوع وجود قرون Horns أو غرف (زوائد) على الرأس، وتقع العينان في مخروطين بارزين، يمكن تحريك أي منهما مستقلة عن الأخرى؛ ذيلاً ماسكًا (قابضًا) (في الأنواع الشجرية)، إمكانية تغيير لون الجسم بسرعة؛ سلوكًا غريبًا في الحركة؛ حيث يتأرجح الحيوان ببطء؛ إلى الخلف وإلى الأمام بعد كل خطوة.

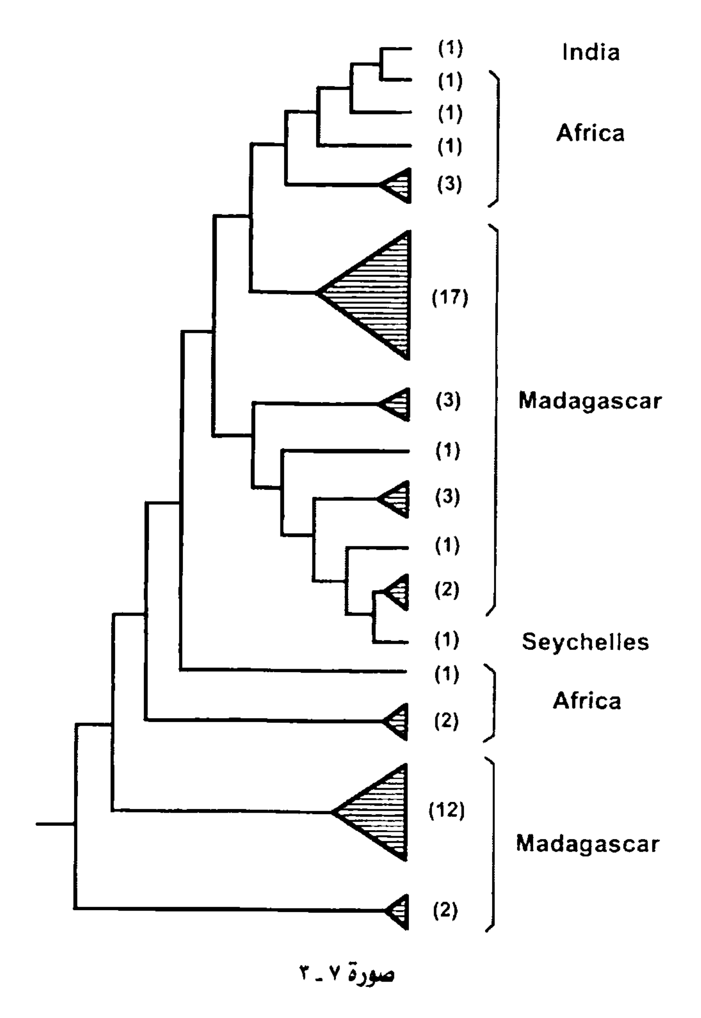


حرباء مدغشقر

وقد أثار انتشار الحرباءات حول العالم فضول علماء البيولوجيا، كما أثارتهم أشكالها الخاصة وسلوكها، وهناك ما يقرب من ١٥٠ صنفاً يوجدون في أفريقيا وشبه القارة الهندية ومدغشقر والعديد من الأرخبيلات (مثل جزر سيشل وجزر كومورو **Seychelles and Comoros**) في المحيط الهندي، وهناك شبه اتفاق عام في الرأي على أن الكامايلونيني تمثل صنفاً له أصل تطوري واحد **Monophyletic taxon**، ولكن هناك اختلاف في الآراء حول كيفية انتشار هذه الأنواع البرية في العديد من القارات والجزر، وتقول إحدى الفرضيات البديهية إن الحرباءات قد تكون تعلقت ببعض الأطواف الحاملة للنباتات، والمنجرفة عبر المحيطات، وبهذا انتشرت عبر المياه من مواطن أسلافها الأصلية في أوقات ما من الماضي؛ حيث استقرت وبدأت مستعمراتها في الأراضي الجديدة ثم بدأت– في بعض الأحيان– عملية التكيفات الشعاعية **Adaptive radiations**.

وهناك فرضية أخرى تقول إن أسلاف الحرباء تعلقت في ارتحالاتها بكتل منجرفة من القارات أثناء طفوها البطيء عبر سطح الكرة الأرضية خلال الزمن الجيولوجي، وقد كانت كل القارات في نصف الكرة الأرضية الجنوبي ملتحمة منذ حوالي ٢٠٠ مليون سنة، مكونة بذلك كتلة ضخمة من اليابسة (جوندوانالاند Gondwanaland)، والتي كثيرًا ما بدأت بعد ذلك في الانفصال والابتعاد عن بعضها البعض بفعل تحركات القشرة الأرضية التكتونية، وفي البداية كان الانقسام الأساسي لكل من أمريكا الجنوبية وأفريقيا عن باقي كتلة القارات الجنوبية الأولية، ثم- من أكثر من ١٥٠ مليون سنة- بدأت الهند ومدغشقر في الانفصال والابتعاد شمالاً عن الكتلة الأرضية التي تضم أنتارتيكا (القارة القطبية الجنوبية) وأستراليا ونيوزيلندة، ثم انفصمت الأخيرتان وابتعدتا ببطء، حتى وصلت القارات في النهاية إلى وضعها الراهن، وما يهمنا هنا بصفة خاصة؛ هو مصير الهند- مدغشقر، فمنذ حوالي ٩٠ مليون سنة انفصلت الهند عن مدغشقر وبدأت في الانجراف شمالاً، لترتطم في النهاية (منذ حوالي ٦٠ مليون سنة) مع كتلة القارة الأورو- آسيوية، ويتسبب عنف الارتطام في نشأة جبال الهيمالايا واندفاعها إلى أعلى.

وتظهر توقعات مختلفة نتيجة فرضيات الانتقال عبر المحيطات أو عبر انجراف القارات، بشأن التأريخات التطورية لأنواع الحرباء، وفي ظل الفرضية الأولى فإن أبعد العقد في شجرة تطور الحرباء يجب أن تكون حدثت بعد زمن حدوث الانجرافات الجيولوجية لكتل اليابسة التي وقعت بسبب التحركات التكتونية لصفائح القشرة الأرضية، وفي المقابل ففي ظل الفرضية الثانية، نجد أن هناك بعد العقد العميقة في شجرة التطور يقع بما يزيد عن ١٠٠ مليون سنة، هذا بالإضافة إلى أن تاريخ تفرع الخطوط الجينية الكبرى يجب أن يعكس بصدق التاريخ الجيولوجي لانفصام القارات، وعلى ذلك فإن من شأن أقدم انفصال للحرباءات أن يكون قد حدث في خطوط النسل الأفريقية والهند- مدغشقرية، ويلي ذلك خطوط النسل المدغشقرية عن الهندية.



صورة ٧ ـ ٣

موجز لشجرة التصنيف التطوري (كما تـم تقـديره مـن البيانـات الجزيئيـة وغيرها)، ويوضح التوزيع الجغرافي الراهن للحرباءات فـي منطقـة المحـيط الهندي (راكسورثي وزملاؤه ٢٠٠٢)، وتبين الأرقام الموضحة بـين قوسـين عدد الأنواع التي دُرست جيناتها في كـل حزمـة متـشابهة. يلاحـظ أن هـذا التصنيف التطوري يختلف تماما عن شجرة تطور المنطقـة جيولوجيًـا (انظـر تاريخ تكون كتل اليابسة في النص).

ولاختبار هذه الفرضيات المتنافسة قام راكسورثي وزملاؤه Raxworthy et al. ٢٠٠٢ بإعادة بناء شجرة تطورية (تأسيسا على بعض الصفات الجزيئية وغيرها) لأكثر من خمسين نوعًا من الحرباءات الأفريقية والهندية وجزر المحيط الهندي (شكل ٧-٣) وقد دعمت نتائجهم فرضية الانتشار عبر المحيطات ودحضت فرضية تحرك القارات، وذلك من ناحيتين كبيرتين على الأقل؛ الأولى، أن شجرة تطور الحرباء لم تتوافق مع شجرة تطور الكتل الأرضية المعنية جيولوجيًّا، ويتكون "كلادوجرام المنطقة" من رسم بياني متشعب موجز للتأريخات الجيولوجية الطبيعية لتشكيلات اليابسة أو تجمعات المياه؛ وفي حالتنا هذه؛ يصف الانفصال الأساسي لأفريقيا عن كتلة الهند- مدغشقر، ثم يلي ذلك الانفصال التاريخي بين مدغشقر والهند. ولا يتوافق- بشكل جيد - تاريخ تطور الحرباء مع تاريخ الأحداث الجيولوجية - الطبيعية، وبدلاً من ذلك ظهر انقسام فايلوجيني أساسي في سلسلة خطوط الحرباء داخل نطاق مدغشقر، ومزيج متشابك من خطوط التطور لسلسلة أفريقيا وسلسلة مدغشقر في مكان آخر من الشجرة، مع وجود موقع للخط الهندي في مقابل العديد من المواقع في أفريقيا (شكل ٧-٣).

ثانيا: لم تتوافق التواريخ المُقدرة لتطور الحرباء مع توقعات نموذج انفصام القارات. وبدلا من ذلك، وبناءً على تدريجات الساعة الجزيئية لتسلل دنا المايتوكوندريا، فحتى أبعد العقد في شجرة تطور الحرباء، كانت أحدث كثيرا نسبيًا (تقريبا من ٣٠-٧٠ مليون سنة) من الانفصالات الجيولوجية للكتل القارية المعنية (أكثر من ٩٠ مليون سنة)، كذلك جاءت الأدلة الأخرى أكثر تناسقًا مع فرضية الانتشار عبر المحيطات؛ فعلى سبيل المثال هناك أرخبيل جزر كومورو البركاني، وعمره أقل من خمسة ملايين سنة، ولم يكن أبدًا على اتصال مادي مع باقي اليابسة، مما يحتم وصول الحرباء إليها حديثًا من خلال الانتشار عبر الماء.

بناءً على ذلك، واستنادًا إلى التركيب الجزيئي للتصنيف التطوري وغيره من أسانيد، استنتج راكسورثي وزملاؤه أن الحرباء ربما تكون قد مرت بمرحلة من التطور "الشعاعي" **Evolutionary radiation**، بعد مرحلة جوندوانالاند، وبدأت في مدغشقر، وتلتها مرحلة من الانتشار عبر المحيطات إلى أفريقيا والجزر الصغيرة في المحيط الهندي وصولاً في النهاية إلى الهند (عن طريق أفريقيا)، وربما كان هناك امتدادات أخرى أو عودة إلى المستعمرات الأولى، ولكن النقطة المهمة هنا أن كل هذه الأحداث التطورية وقعت بعد انفصال كتل اليابسة بزمن طويل.

وقد أجريت تحليلات مماثلة لوضع خارطة للتصنيف التطوري للخواص في سياق جغرافي على عدد كبير من مجموعات الحيوانات في مدغشقر، تراوحت من النمل إلى العناكب والضفادع والثعابين والقوارض والحيوانات الرئيسة، وتشير معظم النتائج إلى أن الانتشار عبر سطح المياه كان الوسيلة الأساسية للانتشار البيولوجي- الجغرافي في المنطقة على الرغم من اختلاف تفاصيل التصنيف التطوري. فعلى سبيل المثال قام روس وفريقه **Roos et al.** ٢٠٠٤ باستخدام منطق مشابه للمنطق السابق المستخدم في الحرباء، وتوصلوا إلى الاستنتاج بأن مجموعة الستربسيراين[1] **Strepsirhine** (مثل حيوانات الـ"ليمور" **Lemurs** وأقاربها)، نشأت في أفريقيا ثم استوطنت بعد ذلك مدغشقر وآسيا من خلال رحلات هجرة أحادية (غالبًا على متن أطواف عائمة)، كذلك استخلص فينسيس وزملاؤه **Vences et al.** ٢٠٠٣، باستخدام تحليلات التصنيف التطوري، شيوع انتشار حديث نسبيًا عبر سطح الماء في منطقة المحيط الهندي؛ خاصة فيما يتعلق ببعض مجموعات البرمائيات.

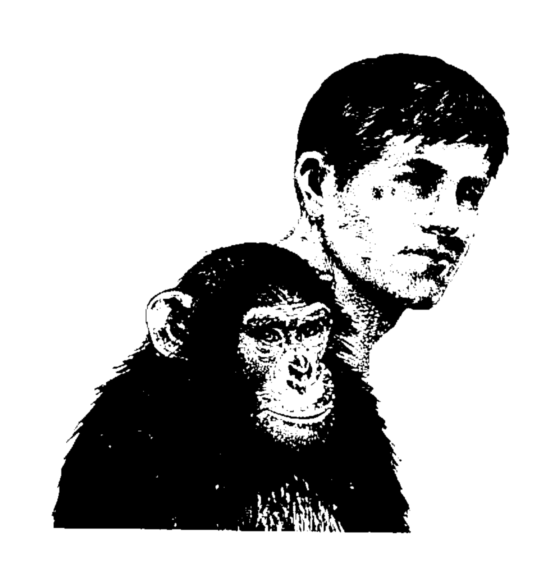
---

(١) الستربسيراين مجموعة من الحيوانات الرئيسة، تضم ٨٢ نوعًا. ومن أشهر أعضائها قرد الليمور الذي اشتق اسمه من اللاتينية بمعنى: "أرواح الليل"؛ نظرًا لكونه حيوانًا شجريًا ينشط ليلا. [المترجم]

وعلى الطرف الآخر، هناك دراسة -على الأقل- حديثة (بيجـو وبوسـيت Biju and Bossuyt، ٢٠٠٣)، حددت أحد أنماط التطور الجيني بما يتوافـق مـع نموذج انجراف القارات بصفته المتسبب في انفصال خطوط النسل القديمـة، وقـد ثبت من تحليل التصنيف التطوري الجيني أن ضفدع الجحـور Burrowing frog (Nasikabatrachus sahyadrensis: Nasikabatrachidae) المكتشف حديثًا فـي الهند، شقيق من ناحية الصنف لعائلـة أخـرى مـن الـضفادع "سوجلوسـيدي" Sooglossidae المعروفة فقط في أرخبيل سيشل (جزء مـن كتلـة أرض الهنـد- مدغشقر في السابق)؛ إضافة إلى ذلك فإن بيانات تسلسل الجزيئات (من دنا الأنوية والمايتوكوندريا (المتقدرات)، أشارت إلى أن الانقسام بين النوعين حدث منذ حوالي ١٣٠ مليون سنة، وهو ما يتمشى بصفة عامة مع تفتت كتلة جوندوانالاند.

المهد التطوري للإنسانية

إضافة إلى التوضيح السابق ذكره في الفصول الثلاثة الـسالفة بـشأن بنـاء الأصل التطوري للأنواع الحية العظمى (الممثلة فـي الثـدييات العليـا، والطيـور، والزواحف) فباستطاعة تحليل خارطة التصنيف التطوري للخواص، المعاونـة فـي تحديد أماكن النشأة التطورية للأنواع الحية، كل على حدة، وتتضمن طريقة البحـث تقدير التصنيف التطوري الجزيئي لأفراد ينتمون إلى النـوع نفـسه أو عينـة مـن المجموعات من الأنواع الجارية دراستها ثم يجري تفسير النتائج بما يتسق مع الأدلة المستمدة من خطوط التطور الأخرى (مثل سـجلات الأحفـورات)؛ للكـشف عـن الموطن الأصلي لسلف هذا النوع، ولم يحظ أي نـوع مـن الأنـواع بمزيـد مـن الاهتمام في هذا الصدد مثلما حظي نوع الإنسان العاقل Homo Sapiens، واسـتنادًا إلى الأدلة الجزيئية القوية إضافة إلى دلائـل أخـرى، فـلا شـك أن الـشمبانزي يمثل ألصق الأقارب الأحياء للإنسان مع حدوث الانقسام بين الخطيـن التطـوريين



شمبانزي وإنسان

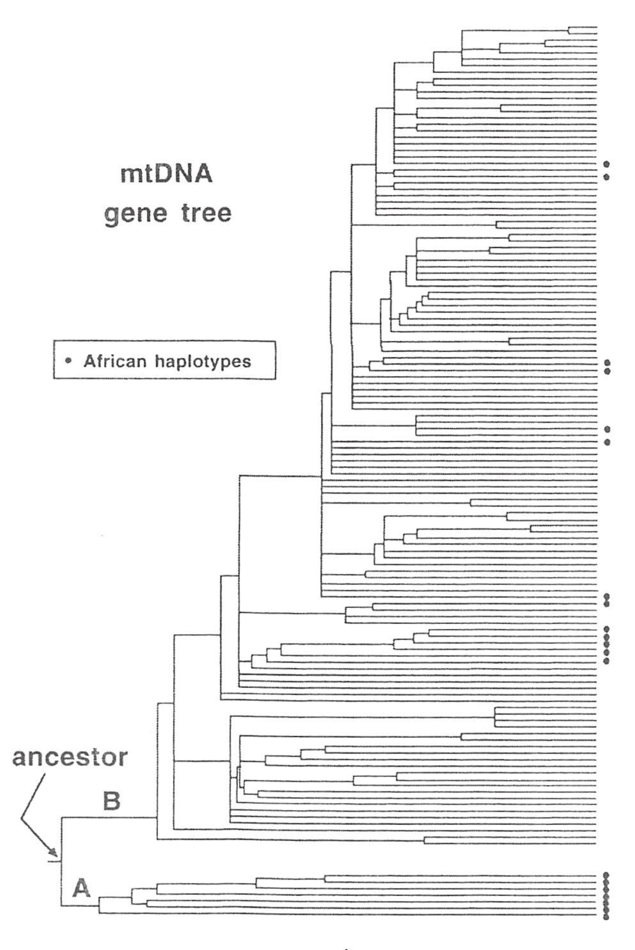
منـــذ حوالي خمسة ملايين سنة، وعلى أية حال فإن هذا لا يعني أن الشكل الكامــل للإنسان (أو الشمبانزي) قد نشأ في ذلك الوقت، ولكنه يعني أن الأشــكال الأولـــى للإنسان والشمبانزي انفصلت آنذاك عن سلف مــشترك مختلــف عــن الإنـــسان والشمبانزي الحديثين، وبناءً على الدليل الأحفوري فقد انقضت أربعة ملايين ســنة على خط سلف أشباه الإنسان **Huminid lineage** قبــل ظهــور الــشكل التكــويني المماثل للإنسان المعاصر على مسرح التطور؛ فأين على سطح الأرض حدث هــذا الدخول إلى المسرح؟

لقد انتشر الإنسان الآن في كل أنحاء الأرض، ولكن لا بد أن نوعنا قد نــشأ في مكان ما قبل هجرته وانتشاره لإعمار الكوكب. وفي السابق جادل بعض (وليس كل) علماء الأحفورات بأن خطوط سلاسل ما قبل الإنــسان **Pre-human lineages**، نشأت في مناطق متعددة من العالم منذ أكثر من مليون سنة ماضية، وظلت منعزلــة تمامًا عن بعضها البعض حتى الأزمنة الحديثة، وقد شــكلت التحلــيلات الجزيئيــة للتصنيف التطوري صورة مختلفة تمامًا، حيث تدل- في المقابل- على أن الإنـــسان

الحديث (الإنسان العاقل العاقل **Homo sapiens sapiens**) نشأ إثر واقعة واحدة فقط في القارة الأفريقية، خلال بضعة مئات من آلاف السنين الماضية. ومن هذا المهد التطوري، انتشر الإنسان في النهاية في جميع أنحاء العالم؛ ليحل محل (مع احتمال حدوث تناسل بيني إلى حد ما) تجمعات أشباه الإنسان السالفة التي كانت موجودة في أماكن أخرى.

وقد جاء أول دليل قوي على هذا السيناريو النابع من أفريقيا من دراسات الحمض النووي (دنا) لجسيمات المايتوكوندريا، جدير بالذكر أن جينوم المايتوكوندريا في معظم الحيوانات بما في ذلك الإنسان ينتقل من جيل إلى آخر من خلال خطوط الأمومة فقط، وهذا بخلاف معظم جينات نواة الخلية التي تنتقل إلى الذرية من خلال الأبوين من كلا الجنسين، وقد قامت "ريبيكا كان" وزملاؤها **Rebecca Cann et al.** في عام ١٩٨٧ بإجراء بحث كلاسيكي، وعمل مسح لتسلسل دنا المايتوكوندريا من أناس من حول العالم من أجل دراسة التوزيع الجغرافي الحالي لمختلف خطوط الأمومة البشرية، وقد ظهر ثلاث نتائج بارزة من هذا التحليل (شكل ٧-٤)، أولاً: يقع الجذر (العقدة الأساسية) لخط شجرة الأمومة، في غالب التقدير، في أفريقيا حيث يوجد تمثيل للأفارقة (المواطنين الأفارقة الأصليين) فقط في الفروع العظمى (A & B) للتصنيف التطوري لدنا المايتوكوندريا على مستوى العالم في الوقت الحالي.

ثانيا: حدث تنوع بالغ في خطوط الأمومة في التجمعات الأفريقية، أكثر من أي تجمع مواطنين أصليين في أي قارة أخرى، ثالثًا: اعتمادًا على اعتبارات الساعة الجزيئية فقد كان مجمل شجرة دنا المايتوكوندريا ضحلاً بشكل أساسي، حيث يرجع تاريخ أبعد عقدها إلى مجرد بضع مئات آلاف السنين فقط، وتشير النتيجتان الأوليان إلى أفريقيا بصفتها أرجح الأماكن لنشأة خط الأمومة البشري الذي استمر في البقاء حتى الزمن المعاصر، وأما النتيجة الثالثة فتشير إلى أن خط الأمومة الأفريقي، يمثل الجدة العظمى لكل البشر المعاصرين، وأنها (الجدة) عاشت منذ مجرد عشرة أو عشرين ألف جيل سابق.



شكل: ٧ـ ٤

شجرة تصنيف تطوري أمومية للإنسان المعاصر كما تم تقديرها من تسلسل دنا المايتوكوندريا ("كان" وزملاؤها ١٩٨٧، بعد تعديلها من قبل أفـيس ٢٠٠٠). تشير النقاط السوداء إلى مواقع جينيولوجية للأنماط الجينية لدنا المايتوكوندريا لدى المستوطنين الأفارقة. يلاحظ أن الأنماط الجينية للمستوطنين الأسـيويين، والأستراليين، والأوروبيين، ومستوطني غينيا الجديدة، مبعثرة بصفة عامة فى كل الفرع B من شجرة دنا جينات المايتوكوندريا.

فهل أجابت هذه النتائج بيقين عن كل الأسئلة المتعلقة بنشأة الإنسان؟ والإجابة بالنفي؛ خاصة أن خطوط الأمومة لا تمثل إلا قدرًا ضئيلاً جدًا من إجمالي تاريخ الوراثة لأي نوع من الأنواع، بناءً على ذلك توجه الباحثون في المرحلة التالية إلى دراسات التصنيف التطوري لجينات الكروموسوم **Y**، ونظرًا لانتقالها فقط من خلال الذكور فهي تتيح سجلاً لتاريخ الخط الأبوي، وقد جاءت النتائج بصفة عامة مشابهة لنتائج دنا المايتوكوندريا، مشيرة مرة أخرى إلى الحداثة النسبية لنشأة الإنسان المعاصر (مع تأكيد أقل بشأن مكان المنشأ)؛ فهل تأكد بذلك استقرار الأمور؟ لا؛ خاصة لأن عناصر خط الأمومة والخط الأبوي للانتساب البشري الممتد لا تمثل إلا جزءًا صغيرًا من إجمالي تاريخنا الوراثي.

هذا، وتقع معظم جيناتنا على جسيمات الأوتوسومات **Autosomes** (وهي كروموسومات غير الـ**Y** أو **X** داخل نواة الخلية)، وتبعًا لذلك فإنها تنتقل عبر الأجيال المتعاقبة من خلال كل من الذكور والإناث، بناءً على ذلك حوّل الباحثون تحليلاتهم التصنيفية الجزيئية إلى مجموعة أوسع من جينات الأوتوسومات، وتدل معظم هذه الدراسات (مع وجود استثناءات محتملة) على منشأ أفريقي حديث للإنسان المعاصر.

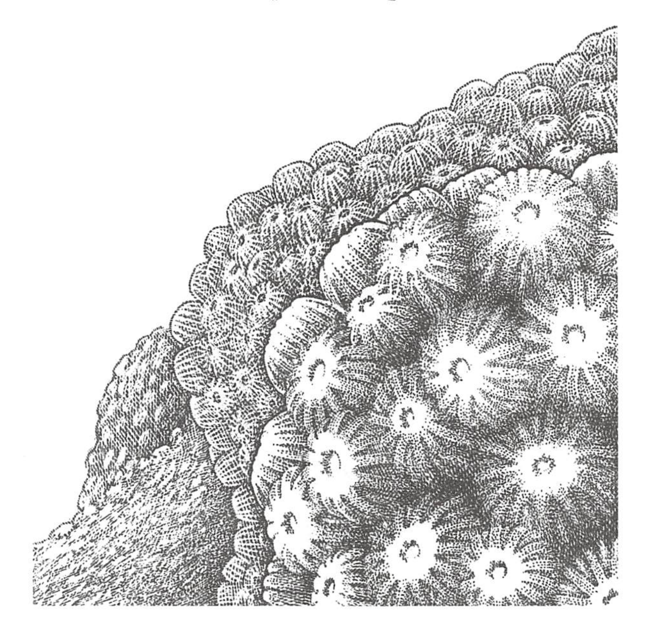
واعتمادًا على هذه النتائج الجزيئية للتصنيف التطوري للخواص فقد أشارت الصحافة الشائعة إلى أن لكل البشر الأحياء اليوم خط أمومة "حواء"، وخط أبوي "آدم" واحد، وأنهما عاشا منذ حوالي مائتي ألف سنة مضت في مكان ما في أفريقيا "جنة عدن"، ولعل في هذه المقولة، شبه الإنجيلية، بعض الصحة، ولكنها أيضًا تبسيط مبالغ فيه، ويؤدي إلى استنتاجات خاطئة إذا جرى تفسيره بحيث يشير حرفيًّا إلى وجود شخصين فقط في ذلك الحين؛ ففي المقابل تشير الحسابات الرياضية والمنطق البيولوجي إلى احتمال وجود بضعة عشرات الآلاف من الأفراد على الأقل ممن عاشوا في جنة عدن، وساهم كثير منهم بجيناته في الإنسانية الحديثة، وقد يبدو ذلك

منافيا للبديهة لأول وهلة، ولكنه عاقبة منطقية لحقيقة أن خط الأمومة لحواء وخط الأبوة لآدم كانا عند جذع اثنين فقط من المسارات الجينية المتعددة لجميع أسلافنا، وتتمثل إحدى الوسائل لتوضيح ذلك في النظر إلى ماضي موروثك الجيني الشخصي، والعودة به- على سبيل المثال-عبر مجرد ثلاثة أجيال؛ فقد حصلت على دنا المايتوكوندريا من خط أمومة جدتك، كما حصلت على الكروموسوم Y (إذا كنت ذكرًا) من خط أبوة جدك، ولكن لك في واقع الأمر ثمانية جدود، وقد شارك كل منهم بقدر متساوٍ تقريبًا في إجمالي ميراث أنوية خلاياك الجيني.

الحفاظ على المرجان

تمثل الأنواع الحية الشقيقة أشكالاً وثيقة القرابة ببعضها البعض، وتبدو أوصافها المورفولوجية متماثلة غير أن تجمعاتها معزولة تناسليًّا عن بعضها البعض (كما يمكن الحكم بذلك من خلال تميزها جينيًّا مثلاً، أو كما يُحتمل وجودها معًا في مجموعات دون حدوث تناسل بين المجموعات)، وقد تكون البحار مفعمة بأنواع شقيقة كثيرة لم يسبق التعرف عليها، وكان هذا هو الاستنتاج البارز الذي توصلت إليه نانسي نولتون **Nancy Knowlton** في عام ١٩٩٣، وهي عالمة أحياء بحرية، قضت سنوات طويلة في إجراء مسوح جينية مجمعة على أنواع كثيرة من اللافقاريات، وقد تراكمت الأدلة من دراساتها والدراسات الأخرى المشابهة لها والمتعلقة بهيكلة التصنيفات لمجموعة تراوحت من الإسفنجيات والمرجان، إلى الديدان البحرية، والمحاريات، وقنافذ البحر، والقشريات، وغير ذلك كثير، على الكثرة الفائقة للأنواع التي كانت خافية، وفي بعض الأحيان يجري دعم هذه النتائج من خلال تقييم مفصل للأشكال والسلوك، ولمجرد ذكر مثل واحد، فإن الفحص الدقيق لسلوك وخصائص الكائنات مجدافية الأرجل **Copepods** (قملة السمك) (من القشريات الدقيقة) التابعة لجنس تيسبي **Genus Tisbe**، نتج عنه رفع عدد الأنواع

المعروفة منه من مجرد عدد قليل إلى أكثر من ستين نوعًا (ماركوت Marcotte ١٩٨٤)، ولاشك في أن اكتشاف مدى انتشار الأنواع الشقيقة ضمن اللافقاريات البحرية له تفرعاته المهمة للدراسات الإيكولوجية التطورية وأيضًا للمجالات التطبيقية مثل علم الحفاظ على التنوع البيولوجي.

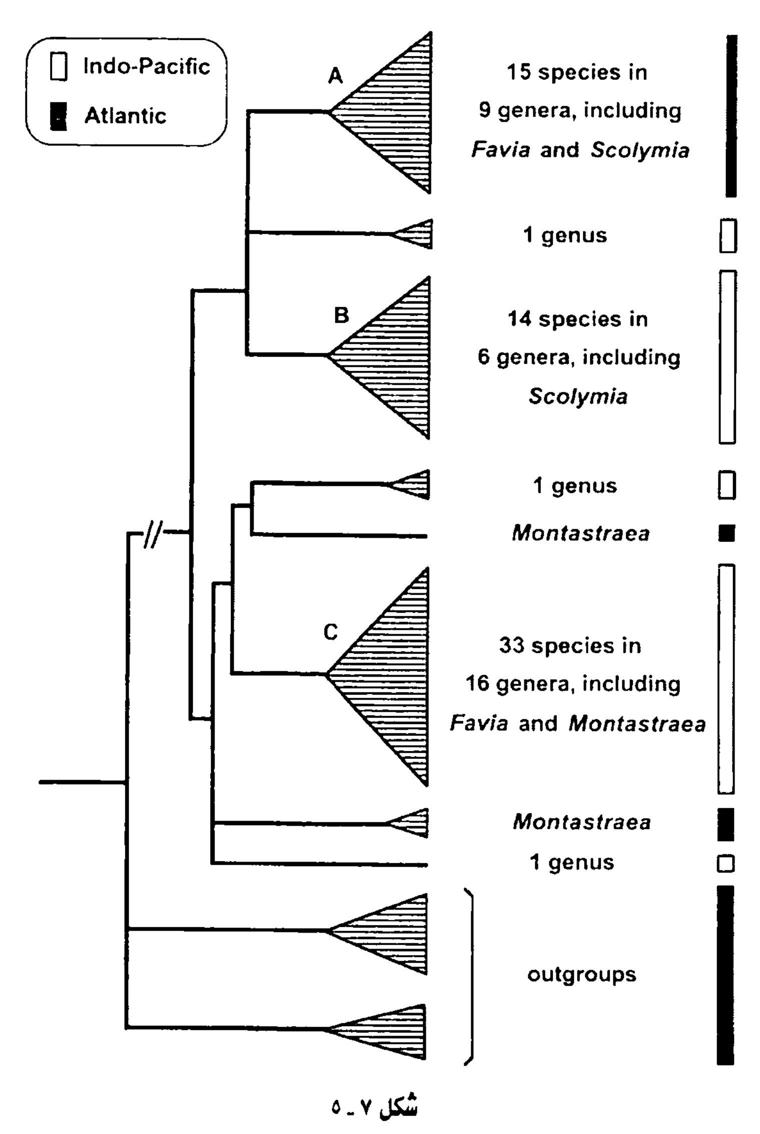


مرجان مونتاستراي

ثم عادت نولتون وزملاؤها بعد حوالي عقد من الزمان (فوكامي وزملاؤه Fukami et al. ٢٠٠٤) لتسلط الأضواء وتسجل هذه المرة، ليس فقط مدى انتشار الأنواع الخافية، ولكن أيضًا وجود خطوط تصنيف جيني وأسلاف مشتركة في أكثر من مائة جنس من المرجانيات البانية للشعاب (الصخور). ويتألف معظمها من أنواع عدة، ويفترض أن كلاً منها يمثل أصلاً تطوريًا واحدًا، وقد لا تصح هذه المقولة الأخيرة في بعض الحالات؛ استنادًا إلى نولتون وفريقها ونتائجهم المعتمدة على التصنيف التطوري الجزيئي، ومن خلال استخدامهم لتسلسل الدنا في جينات

كل من الأنوية والمايتوكوندريا تمكنوا من تقدير التصنيف التطوري لأكثـــر مـــن ثمانين نوعا من المرجان، يمثلون حوالي ثلاثين جنسًا مختلفًا، ثم قاموا برسم كـــل من التخصيص الأصلي التقليدي، والمدى الجغرافي للأنواع، وطابقوا ذلـــك علـــى شجرة التصنيف التطوري (فوكامي وزملاؤه ٢٠٠٤)، ولدهشتهم ودهشة مجتمـــع الأحياء البحرية العلمي، فشلت الأنواع المتشابهة- في كثير مـــن الأحيـــان- فـــي تكوين فرع نسب واضح. وفي الواقع، فقد ظهرت في بعض الأحيان بعثرة واسعة المدى عبر التصنيف التطوري (شكل ٧-٥)، وعلى النقيض فإن بعض الأنـــواع التي كانت تصنف في السابق ضمن أصناف منفصلة، وكان يُظـــن أنهـــا لا تمـــت بصلة نسب قريب إلى بعضها البعض، اتصلت ببعضها البعض في فروع النـــسب، وهي محددة الآن في أحواض محيطية معينة (المحيط الأطلنطي أو الجزء الهندي- الغربي للمحيط الهادي).

وعلى سبيل المثال، وباستخدام مفردات تسلسل الدنا، فقد اتـــضح أن نـــوعيْ الفافيا **Favia** والسكوليميا **Scolymia** الموجوديْن في منطقة المحـــــيط الأطلنطـــي أقرب إلى بعضهما البعض من ناحية التصيف التطوري، من قرابتها لأشـــباههمما في المحيط الهادي- الهندي (شكل ٧-٥)، وبالمثل، ومن خلال تحليل التـــصنيف التطوري لجنس المونتاسترايا **Montastraea**، فقد اتـــضـــح أن التـــصنيف كـــان تجميعا مصطنعا لبعض الأنواع التي تتخفى وراء شكل خارجي متشابه، ولا علاقة لها ببعضها البعض في الحقيقة، ومن هذه النتائج وغيرها مـــن الأمثلـــة المـــشابهة استنتج فريق "نولتون" أن الانتماء إلى حزمة معينة مـــن المرجانيـــات الـــصخرية، يمكن التنبـــؤ بـــه بطريقـــة أفـــضل، مـــن خـــلال التوزيـــع الجغرافـــي، بـــدلا من مقارنة الصفات الظاهريـــة، ويبـــدو أن تفـــشي ظـــاهرة التطـــور التقـــاربي **Evolutionary convergencies** للـــشكل الظاهـــــري للمرجانـــــات قـــد أربـــك المصنفيـــن الـــسابقين، وأدى بهم إلى هيكلـــة تقسيمات لا تعكس تطور المرجـــان



شكل ٧ ـ ٥

تصنيف تطوري جزيئي للمرجانات البانية للشعاب (فوكامي وزمـــلاؤه ٢٠٠٤). لاحظ كيفية تجمع الأنواع والأصناف في الحزم A، و B، و C تبعًــا للحـــوض المحيطي، بدلاً من تصنيفها التقليدي المعتمد على الشكل الظاهري.

التصنيفي بدقة، جدير بالذكر أن للاكتشافات التصنيفية التطورية الجزيئيـــة آثــارا متشعبة بشأن الحفاظ على البيئة الحيوية وتصنيفها، وهناك رأي عام بضرورة بذل جهود خاصة للحفاظ على خطوط التطور بالغة التميز؛ حيث إنها تسهم بقدر يفــوق حجمها في التنوع الجيني للحياة ككل (ميس وزملاؤه ٢٠٠٣ **Mace et al.**)، وفـــي حالتنا هذه فقد تم تحديد حزمة من المرجانيات المحيطية (شكل ٧-٥)، أمكنه تغيير إدراكنا بشأن تنوع المرجانات على مستوى العالم، فمن المنظور التقليـــدي (الـــذي يبدو أنه كان على خطأ) لتصنيف المرجانات، كان يُعتقد أن ١٧ في المائة فقط من أجناس المرجانيات البانية للشعاب، هي فقــط التـــي تـــستوطن حـــوض المحـــيط الأطلنطي، مع عدم ذكر أية عائلات، هذا في الوقت الذي بلغت فيه الأرقام المقابلة في حوض المحيط الهادي غرب الهنـــد **Indo-west Pacific** إلـــى ٧٦ و٣٩ فـــي المائة، وفي قول آخر فقد كان يعتقد أن منطقة المحيط الأطلنطي غير ذات أهميـــة نسبية، بشأن كونها مهدًا لتطور خطوط تطورية مميزة للمرجانيات، وعلى أية حال فقد قدر فوكامي وزملاؤه (٢٠٠٤) استنادًا إلى الدليل الجزيئي، أن الخطوط التـــي كانت خافية من قبل لمرجانيات المحيط الأطلنطي الصخرية، انفصلت عن خطـــوط المحيط الهادي- الهندي منذ حوالي ٣٥ مليون سنة، لتصبح منبعًا أحادي التصنيف **Monophyletic** لانتشار تأقلمي مدهش في منطقة الكاريبي، وفيما يتعلق بالخطوط الكاريبية الفرعية فيبدو أن مسارات تطور أشكالها الظاهريـــة وأســـاليب حياتهـــا تجمعت في مرجانيات المحيط الهادي- الهندي؛ فـــإذا صـــحت هـــذه التفـــسيرات التطورية فإن ذلك يعني وجوب تقدير المرجانيات الكاريبية بطريقة مضاعفة عنـــد وضع أولويات الحفاظ على البيئة.

سريلانكا، موقع ساخن للتنوع الحيوي الخفي

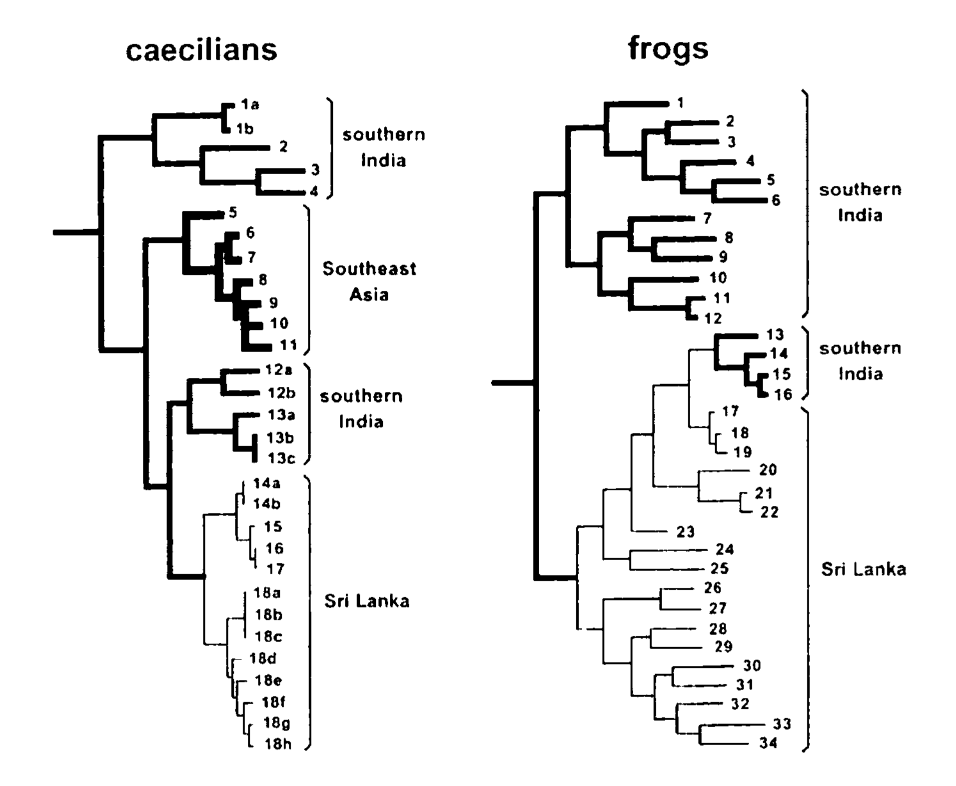
تقع جزيرة سريلانكا الكبيرة (المعروفة سابقًا باسم جزيـــرة ســـيلان) فـــي المحيط الهندي بجوار الطرف الجنوبي الشرقي لشبه القارة الهندية، وعبر المليوني

سنة الماضية فقد اتصلت عدة مرات بالأراضي الرئيسية للهند، وخلال كل من العصور البلايستوسينية الجليدية Pleistocene Ice Ages المتعددة تجمع قدر عظيم من مياه سطح الكرة الأرضية وتجمد في كتل القارات الجليدية، مما أدى إلى انخفاض مستوى سطح البحار حول العالم بأكثر من مائة متر (إضافة إلى آثار ذلك الأخرى)، وقد تسبب ذلك في كشف البرزخ أو الجسر الأرضي العريض الذي يربط سريلانكا بالهند؛ بناءً على ذلك فإن الانفصال الحالي للجزيرة عن الأراضي الرئيسية يرجع فقط إلى حوالي عشرة آلاف سنة ماضية، في الوقت الذي ذابت فيه أحدث العصور الجليدية وارتفع سطح البحار مرة أخرى لخلق مضيق بالك Palk Strait (ويتمثل اليوم في قناة بحرية ضحلة بين سريلانكا وشبه القارة الهندية).

وقد جرت عادة علماء البيولوچيا الچيولوچيين على الاعتقاد بقرابة الصلة بين أراضي سريلانكا والكائنات التي تعيش في مياهها العذبة، وبين مثيلاتها في أراضي الهند الرئيسية المجاورة، ولم تنشأ هذه الفرضية فقط بسبب الاتصالات المادية الحديثة بين كتلتي الأرض، التي كان يجب أن تتيح فرصًا عديدة لانتشار الجينات وتدفقها بين المنطقتين، بل أيضًا من حقيقة أن كثيرًا من تمثيلات مجموعات الأصناف الحية، في كل من سريلانكا والهند أظهر درجة عالية من تشابه الصفات الظاهرة، مما يشير إلى سلف مشترك حديث جدًّا (مثل العصر البلايستوسيني المتأخر)، وقد كانت هذه التشابهات الظاهرية من التقارب الشديد حتى إن علماء التقسيم قاموا بتصنيف بعض الأشكال السريلانكية والهندية المعينة (مثل جماعات من الضفادع المختلفة وبعض الثعابين)، باعتبارها من النوع ذاته، كذلك انعكس الانتماء الوثيق بين البيئتيْن الحيويتيْن في حقيقة اعتبار الكائنات الحية في سريلانكا، ومنطقة جاتس الغربية Western Ghats في جنوب الهند، تشكل بؤرة ساخنة واحدة للتنوع الحيوي (أي مجتمع غني بالأنواع التي تشكل معا وحدة بيولوجية جغرافية واحدة)، وكانت تعتبر واحدة من أسخن ٢٥ منطقة بيولوجية

جغرافية في العالم، وكان ينظر إليها بصفتها مناطق هشة بصفة خاصة، وأنها تستحق الحماية (مايرز وزملاؤه .Myers et al ٢٠٠٠).

هذا، وقد دعمت بعض الاكتشافات الحديثة في مجال التصنيف التطوري على مستوى تقييم الحمض النووي بعض جوانب هذه الملاحظات التقليدية، وقد قام بوسيت وزملاؤه Bossuyt (٢٠٠٤) بتحليل تسلسل دنا المايتوكوندريا من عشرات الأنواع من الضفادع، والثعابين، وسرطانات المياه العذبة، والأسماك، ومجموعات الأصناف الأخرى؛ ليكشف عن تميز تطوري تصنيفي لم يكن متوقعًا في السابق، بين الأصناف السريلانكية والهندية، فمن بين السيسيليانات Caecilians (برمائيات بدون أرجل وتبدو ظاهريًا كالثعابين) مثلاً، ثبت انتماء خمسة أنواع من الإكتيوفيس Icthyophis من سريلانكا إلى مجموعة تصنيفية واحدة مختلفة تمامًا عن الحزم المماثلة في جنوب الهند أو جنوب شرق أسيا (شكل ٧-٦)، وبالمثل فقد ثبت انتماء حوالي عشرين نوعا من ضفادع الأشجار في سريلانكا الخاضعة للبحث، والتي كانت تابعة في السابق لصنف الفيلوتس Philautus، إلى الحزمة الأخرى المميزة التي لم تتضمن إلا عددا قليلاً من الستة عشر نوعا- قيد الدراسة- المستوطنين في جنوب الهند (شكل ٧-٦)؛ وبصفة عامة، فقد ظهرت أنماط تصنيفية تطورية للثعابين ذات الذيل المدرع Shieldtail snakes ضمن عائلة اليوروبلتيدا Uropeltidae، والأسماك من عائلة السايبرينيدا Cyprinidae (جنس بانتياس Genus Puntius)، والسرطانات ضمن عائلات البارائيلفوسيدا Parathelphusidae، والجيكارسينوسيدا Gecarcinucidae، وروبيان المياه العذبة ضمن عائلة الأتيدي Atyidae (جنس كاريدينيا)، وفي جميع الحالات انتمت غالبية الأنواع المستوطنة في سريلانكا إلى مجموعة أحادية التصنيف، وهي التي جرى إلحاقها تاريخيًا - على الرغم من تميزها- بالأنواع والحزم المشابهة الموجودة في جنوب الهند.



شكل ٧ـ٦

تصنيفات تطورية جزيئية للبرمائيات السيسيلية من جنس أكتيوفيس ويورايوتايفلس (إلى اليسار)، وضفادع الشجر من جنس فيلوتس (إلى اليمين)، من مناطق في جنوب الهند وسريلانكا (بوسيت وزملاؤه ٢٠٠٤). يشار إلى كل من العينات الممثلة للأنواع المختلفة (بعضها لم يتم توصيفه بشكل كامل حتى الآن) والمجموعات المختلفة، بأرقام وحروف على التوالي، كما تدل الخطوط الغليظة والمتوسطة والرفيعة في الأشجار على خطوط نسل في جنوب شرق أسيا، وجنوب الهند، وسريلانكا على التوالي.

منحت هذه النتائج دليلاً يكاد يكون قاطعًا على الاستيطان المحلي، الـــذي كـــان خافيًا في السابق، في منطقة التنوع الحيوي الساخنة، في المنطقة الأشمل التـــي تـــضم سريلانكا وغرب جاتس، ويبدو أن سريلانكا بوجه خاص كانت موقعًا غنيًا جدًّا بانبثاق خطوط تأقلم في مكانها (محلية) للعديد من مجموعات الأصناف. هذا، على الرغم ممـــا يبدو من أن عددًا قليلاً من خطوط التطور السريلانكية استوطنت حديثًا في جنوب الهند (انظر الجانب الأيمن من شكل ٧-٦)، والعكس صحيح؛ حيث تُظهر العديد من الحـــزم السريلانكية درجة عالية من الانعزال، تحدد هذه النتائج التـــصنيفية التطوريـــة منطقـــة سريلانكا ومنطقة جاتس الغربية باعتبارهما منطقتين دون إقليميتين للتنـــوع الحيـــوي، وكلتاهما متميزة ومختلفة بقدر كاف عن الأخرى، مما يستدعي جهودًا خاصة؛ للحفـــاظ على ثرائهما التاريخي فيما يتعلق بالمجموعات الحيوية الفريدة.

وعلى أية حال يبقى أحد الأسئلة مطروحًا، فلماذا لم تشكل الجسور الأرضية في العصر البلايستوسيني معابر جيدة لتبادل الحيوانات على مستوى واســـع بـــين سريلانكا والهند الجنوبية؟ فإذا كان تبادل الأنواع الحية قد حـــدث مـــرارًا، لكـــان واجبًا أن تطمس معالم التفرقة التصنيفية التطورية إلى حد كبير، ولما بقيت الحـــزم المميزة لكل منطقة حتى اليوم، ولعل أحد التفسيرات المقبولة يكمن فيما يلي: يلاحظ أن الأجناس التي قام بوسيت وزملاؤه بدراستها (٢٠٠٤) جينيًا، كانت مـــستوطنة في المناطق المطيرة في سريلانكا والغابات الرطبة في جاتس الجنوبية، ولكن تقـــع بين هاتين البيئتين من الغابات المطيرة سهول قاحلة، ربما شكلت عقبة كبرى فـــي سبيل إنتشار الأنواع المتأقلمة على جو الغابات المطيرة في العصر البلايـــستوسيني (كما هو الحال الآن أيضًا).

انتشار النباتات عبر البحار

تضم عائلة جودينيشيا **Goodeniaceae** (رتبة أستيراليس **Asterales**) حوالي ٤٠٠ نوع من الشجيرات العشبية والأشجار الصغيرة، ومعظم الأحد عـــشر جنـــسًا

المعروفين في هذه العائلة موجودون تقريبا بالكامل في أستراليا؛ حيث يشكلون جزءا مهمًا من العناصر النباتية لساحل القارة، إلا أن أحد الأجناس- سكافولا Scaevola الذي يشتمل على ١٣٠ نوعا- انتشر وانتقل إلى معظم مناطق المحيط الهادئ، كما وجد عدد قليل من الأنواع طريقه إلى أفريقيا الاستوائية ومدغشقر وسريلانكا وجنوب الهند والأمريكتين بما في ذلك جزر جالاباجوس.

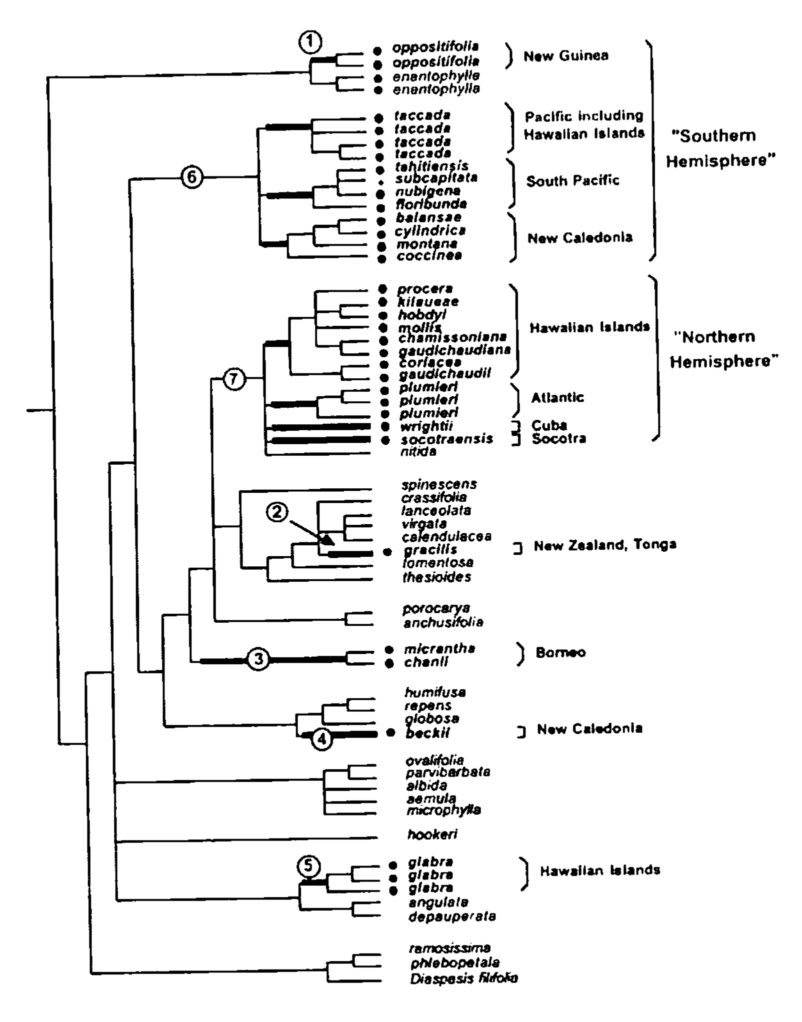
وهناك عدد من الأسئلة المثيرة التي تحيط بالنمط التطوري والانتشار حول العالم من مصدر أساسي في أستراليا، فما السمات التي تميزت بها بعض الأنواع ومكنتها من عبور مساحات شاسعة من المحيط لتستقر على قارات وجزر منعزلة بعيدة (مثل أرخبيل هاواي)؟ وكم كان إجمالي عدد رحلات عبور المحيط الناجحة؟ وهل حدثت انبثاقات (إشعاعات) تأقلم ثانوية بعد عملية الاستيطان الأولى؟. وهناك نظريتان متنافستان لتفسير الانتشار الواسع لأنواع السكافولا خارج أستراليا: أ - نشأ كل نوع مستوطن في جزيرة أو قارة نتيجة حدث استيطاني منفصل نابع من أستراليا، أو ب- أن تكون مستوطنة واحدة أو عدد قليل منها فقط شارك في العملية الأولى، ولكن تلا كل منها حدوث تفرع بيولوجي في المناطق الجديدة المستوطنة.

وقد جرى تناول هذه الموضوعات وما يتعلق بها، كما تم تقصي آثار الأقدام التاريخية لهذه النباتات بدراسة تسلسل دنا الرايبوزومات من أنويتها، وقد أجرى هوارث وزملاؤه Howarth et al. (٢٠٠٣) تحليلاً جزيئيًا تطوريًا على خمسين نوعًا ممثلاً (شكل ٧-٧)، وقادتهم النتائج إلى الاستدلالات التالية: أولا، نشأت أنواع السكافولا خارج أستراليا من ست أو سبع عمليات استيطانية أولية على الأقل (يرجع سبب عدم تحديد الرقم بدقة، إلى أنه على الرغم من دقة وضوح شجرة التصنيف الفايلوجيني الشديدة، فإنها لم تصل إلى حد الكمال) وقد انتهت أربعة من هذه الأحداث المنفصلة إلى انتشار نوع واحد خارج أستراليا:

س أوبوزيتيفوليا S.oppositifolia في الفليبين (من المحتمل وصوله هنـــاك عبـــر غينيا الجديدة)، وس. جراسيليس S. gracilis في كل من نيوزيلاندا وتونجـــا، وس. بيكاي S. beckii في كاليدونيا الجديدة، وس. جلابرا S. glabra في جزر هـــاواي. أما أحداث الانتشار الثلاثة الأخرى فيبدو أنه قد تلاها حدوث تفرع بيولوجي جيني Speciation ثانوي أدى إلى مجموعات أوسع كثيرًا.

وقد أدت أحداث الانتشار الشعاعي الثلاثة الأخيرة إلى ما يلي (شكل ٧-٧): العديد من مستوطنات السكافولا في جزر المحيط الهادي الجنوبي (وكلها تنتمي إلى س. تاكادا S. taccada، وهو نوع منتشر بكثرة في منطقة المحيط الهادي)، والعديد من أنواع السكافولا الأخرى في نصف الكرة الأرضية الـــشمالي (وكلهـــا لـــصيقة القرابة مع س. بلوميري S.plumieri وهو نوع منتشر في الأطلنطي، والنـــوعين S. micrantha وس. شانياي S. chanii في بورنيو.

وكان الاستنتاج الكبير الثاني أنه جرى الاستيطان بنجاح في جـــزر هـــاواي من خلال ثلاثة أحداث منفصلة، يحمل كل منها خطًا مختلفًا من الـــسكافولا، ومـــن المحتمل وصول خط الس. جلابرا (الإستيطان رقـــم ٥ فـــي الـــشكل ٧-٧) مـــن أستراليا مباشرة إلى هاواي، كما يمكن الحكم بذلك من الانتشار الجغرافي لأقـــرب أقارب الس. جلابرا الأحياء، وفي غالب الأمر هاجر خط الس. تاكادا (الإســـتيطان رقم ٦) من بونينيزيا، وأما الخط س. بلوميري (الحدث رقم ٧) فقد يكون قد أتـــى من ساحل أمريكا على المحيط الهادئ. كذلك يبدو أن استيطان س. بلوميري قـــد تلاه انبثاق إشعاع تطوري، حدث في مكانه وأدى إلى عدة مستوطنات في هـــاواي (شكل ٧-٧)، بناءً على ذلك يعكس التنوع الفايلوجيني الحالي لأنواع الـــسكافولا في أرخبيل هـــاواي حـــدوث هجـــرات متعـــددة، وكـــذا العديـــد مـــن التفـــرع المحلي لأصناف جديـــدة، وهـــذا الموقـــف يتبـــاين مـــع مجموعـــات الأصـــناف الأخرى المستوطنة في هذه الجزر والغنيـــة بأنواعهـــا: فعلـــى ســـبيل المثـــال



شكل ٧_٧

تصنيف تطوري جزيئي والتوزيع الجغرافي لـ ٥٠ نوعًا من السكافولا (هوارث وزملاؤه ٢٠٠٣). توجد الأصناف المبينة أسماؤها بحروف غليظة خارج أستراليا (والأخرى من أستراليا) وتدل الدوائر السوداء على أن للنوع ثمارًا لحمية كاملة، وأما الخطوط والأرقام الغليظة فتشير إلى أحداث الانتشار المفترضة من أستراليا إلى مواقع خارجها (انظر النص).

هناك نباتات السيلفر سورد Silver Swords (السيف الفضي) واللوبيليود Lobeloid في هاواي، وكذا في طيور هاواي مثل الهوني كريبر Honeycreeper (الباحث عن العسل) والفروت فلايز Fruitflies (ذباب الفاكهة)، حيث تشير التحاليل الجزيئية المشابهة لتصنيفها الجيني (انظر المراجع) إلى أن كل إشعاع تأقلمي –على حدة– حدث في منطقة الأرخبيل ذاتها مع بدايتها جميعًا من خط تأسيسي واحد.

وهناك أمر ثالث من ناحية التصنيف الجينومي تناوله هوارث وزملاؤه (٢٠٠٣)، وهو ما يتعلق بأسلوب انتشار السكافولا عبر البحار، وقد جاء أحد الخيوط المهمة لحل اللغز من الانتشار غير المتوقع للفاكهة اللحمية "دروباكيوس" Drupaceous ومقارنتها بالفاكهة الجافة "غير اللحمية" على مستوى التصنيف الجزيئي (شكل ٧-٧). ومن ناحية التصنيف التقليدي (المعتمد– إلى حد ما– على كيفية توزيع البذور في الثمار)، وقد كان يعتقد أن حالة الثمار اللحمية التي تميز تقريبًا نصف أصناف السكافولا المدروسة، ربما ظهرت مرة واحدة داخل الجنس، إلا أن تقدير التصنيف الحديث الجيني للسكافولا المعتمد على بيانات الجينات يدل على أن حالة الثمار اللحمية نشأت في عدة ظروف منفصلة.

هذا إضافة إلى ما هو موضح في (شكل ٧-٧)، فكل أنواع السكافولا المدروسة القاطنة خارج أستراليا تنتمي إلى خط يتميز بالثمار اللحمية، ومن المحتمل أن يكون هذا الارتباط بين الانتشار عبر البحار، وطبيعة الثمار، عاكسًا لعلاقة سببية تحتية، فيمكن للبذور في ثمار السكافولا اللحمية البقاء حية وقابلة للنمو أثناء طفوها في مياه البحار لمدة عدة شهور، ومن المعروف عنها كذلك أنها قادرة على البقاء حية حتى بعد مرورها في أمعاء الطيور، ويمكن لأي من هذه العوامل أن يساعد على الانتشار البعيد لهذه البذور، وفي واقع الأمر فقد اقترح هوارث وزملاؤه (٢٠٠٣) دورًا محوريًا للثمار الملحمة في الابتكارات التطورية التي مكنت خطوطًا من السكافولا من الاستيطان في أراض غريبة من خلال التيارات المائية عبر المحيط أو من خلال الطيور المهاجرة.

إسقاطات التصنيف التطوري الجيني على الدببة القطبية

يمكن للمظاهر الخارجية أن تكون خادعة عندما يتعلق الأمر بعلاقات التصنيف التطوري الجيني، وحتى مع بعض أشهر الحيوانات ذات الصفات المميزة في العالم فإن الفحص الدقيق لخصائص الجينات الجزيئية يؤدي أحيانًا إلى تصنيفات تطورية تثير الدهشة، ويعطي الدب القطبي (الشمالي) أورسوس ماريتيموس Ursus maritimus مثلاً جيدًا لذلك، ويبدو الدب القطبي - آكل اللحوم- متكيفًا إلى حد كبير مع بيئته الجليدية، وذلك من خلال دثاره الأبيض السميك، وطبيعته العدوانية الافتراسية التي تؤهله لاصطياد الفقمة Seals (عجل البحر) والفظ Walruses (حيوان ثديي بحري شبيه بالفقمة) في موطنه في الدائرة القطبية الشمالية الخالية من النباتات، وأما ابن عمومته الدب البني "أورسوس أركتوس" U. arctus المعروف في بعض الأماكن باسم جريزلي Grizzly، فمتأقلم أيضًا في موطنه بعيدًا في الجنوب؛ حيث يتسق بصفة عامة لونه البني الداكن مع الغابات والأحراش التي يجوبها، ولم يتطرق الشك إلى أي شخص، في كون كل من دب القطب الشمالي والدب البني الجنوبي أبناء عمومة إلى حد ما، ولكن لم يتصور أحد حتى وقت قريب مدى قرب العلاقة التصنيفية الجينية.

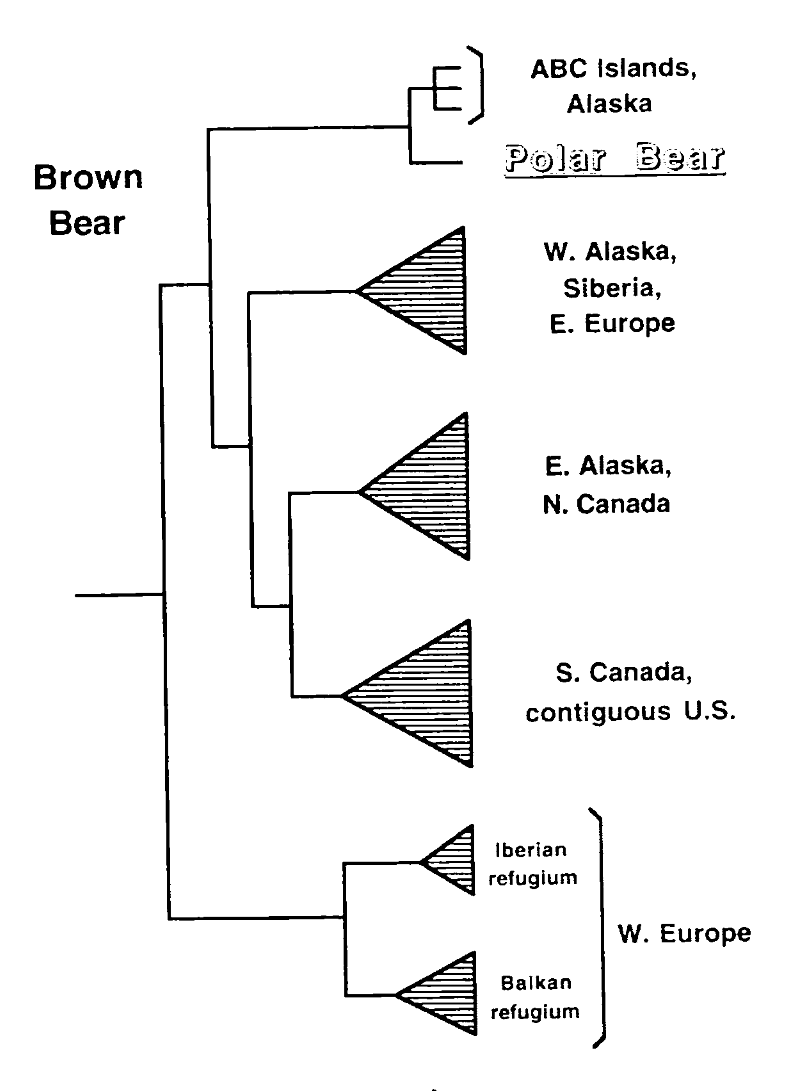
ومن الناحية التاريخية فقد شمل مجال انتشار الدب البني معظم مناطق تجمعات الحيوانات في نصف الكرة الأرضية الشمالي Holarctic Realm (وتشمل أمريكا الشمالية وجرينلاند وشمال أسيا وأوروبا وشمال أفريقيا)؛ حيث ما زال يتوجه في مناطق منعزلة بعيدًا عن مضايقات البشر، وقد قام كثير من فرق البحث بعمل مسح لتسلسل دنا المايتوكوندريا من مئات من الحيوانات التي تمثل التجمعات في هذا المدى الواسع، وقد أوضحت البيانات الجزيئية أن أرسوس أركتوس (الدب البني) مقسم جغرافيًا إلى خمس حزم مميزة للغاية (من جانب الأمومة)،



دب قطبي

وكل منها ينحصر حاليًا في إحدى المناطق التالية: ١- أوروبا الغربية ٢- جنوب كندا وما يجاورها من أمريكا الشمالية، ٣- شمال كندا وشرق ألاسكا. ٤- غرب ألاسكا وسيبيريا وأوروبا الشرقية. ٥- جزر الإي بي سي ABC islands (جزر أدميراليتي وبارانوف وشيكاجوف) في جنوب شرق ألاسكا (شكل ٧-٨). ويبدو أن لهذا التوزيع الجغرافي لهذه الخطوط الأمومية منطقًا معقولا إلى حد بعيد عندما يجري تأويله باعتباره انعكاسًا لكيفية انفصال هذا النوع إلى مجموعات هجرة جليدية في أزمنة مختلفة أثناء العصر البلايستوسيني.

وجاءت المفاجأة الكبرى، عندما أضيفت الدببة أورسوس ماريتيموس إلى التحاليل، فبدلا من افتراض كون صنفهم، صنفًا شقيقًا أو مجاورًا، وجدت الدببة القطبية محتضنة تماما داخل حزمة الدببة البنية، وفي قول آخر، وفيما يتعلق بنسبهم الأمومي، تبدو الدببة البنية وكأنها منحدرة من سلف الدببة القطبية نفسها، وبقول أدق فالدببة القطبية على قرابة وثيقة بالدببة البنية المستوطنة في جزر ABC. وتشير المسافة الجينية لحمض المايتوكوندريا النووي إلى أن خط الدببة القطبية انفصل عن خط سلف الدببة البنية منذ مائتي ألف سنة فقط.



شكل ٧ ـ ٨

توزيع جغرافي عالمي لخطوط أمومة كل من الدببة البنية والدببة القطبية (أفيس ٢٠٠٥ استنادًا إلى دراسات جزيئية لعدة باحثين، موثقة في قائمة المراجع). لاحظ علاقة السلف بين الدببة البنية والدببة القطبية في التسجيل الجيني لدنا المايتوكوندريا.

ولم تكن نتائج هذه التحاليل التصنيفية الجزيئية متوقعة على الإطلاق، وما زالت تفسيراتها محل جدل، ويتمثل أحد الاحتمالات في حدوث تهجين ثانوي بين النوعين، فانتقل بذلك خط حمض المايتوكوندريا النووي من دببة جزر ABC إلى دببة القطب الجنوبي، ولا تعتبر النظرية غير معقولة كما قد تبدو لأول وهلة، ذلك أن باستطاعة النوعين إنتاج ذرية سليمة وقادرة على الإنجاب تحت ظروف الأسْر، هذا وتتمثل شريحة أخرى من الاحتمالات، في نشوء الدببة القطبية حديثًا في مسيرة التطور من قطيع دببة ABC البنية، أو على العكس تكون الدببة البنية نشأت حديثًا جدًّا من سلف قطيع دببة قطبية. وفي كلتا الحالتين، فلا بد أن التطور التأقلمي قد حدث سريعًا وعلى نطاق واسع، وقد شمل- على سبيل المثال- ليس فقط تبديل لون الفراء من البني إلى الأبيض (أو العكس)، بل أيضًا تغيير الطول النسبي للرقبة وحجم الرأس والسلوكيات وعلاقة كل منها بالبيئة.

ويتمثل الاحتمال الثالث ببساطة، في كون تحليل النسب من خلال استخدام دنا المايتوكوندريا، قد لا يكون مناسبًا بصفة عامة لتحديد العلاقة الجينية بين الدببة البنية والدببة القطبية، ويذكر أن أكثر من ٩٩ في المائة من التاريخ الوراثي لهذه الأنواع (أو أيًّا كان غيرها) يكمن في جينوم النواة، الأكبر كثيرًا، والذي لابد من ذكره الآن قبل المضي في سبيل الوصول إلى أي استنتاجات محددة بشأن التصنيف التطوري. بناءً على ذلك فهناك احتياج إلى المزيد من الأبحاث لتقرير ما إذا كانت الصفات الخارجية للدببة أو تسلسل حمض المايتوكوندريا المتاح حاليًّا قد تسببا في حدوث اللغز التصنيف التطوري الحالي.

نظرة إلى الأفيال المنسية

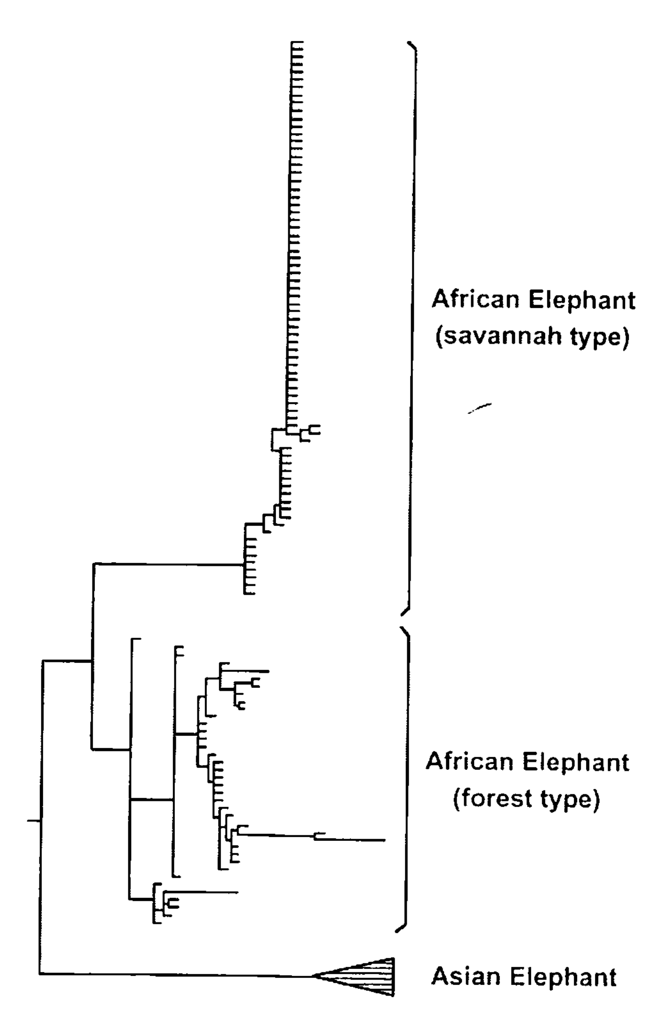
عندما تُجرى- بصفة خاصة- دراسة النسب وإعادة بنائه بالنسبة لتجمعات من الأنواع المتماثلة أو شديدة الشبه مع بعضها البعض، ولكنها متفرقة جغرافيًّا

(كما في حالة دراسات الدببة المذكورة في القسم السابق)، فيطلق على هذا العمل "التحليل التصنيفي التطوري الجغرافي" Phylogeographic analysis، وقد تم في الواقع إخضاع مئات من أنواع الحيوانات والنباتات لهذا التحليل على المستوى الجزيئي (أفيس Avis ٢٠٠٠)، ولم تظهر مفاجأة في أي مكان؛ أكبر مما بدا من اكتشاف نوع جديد من الفيلة في أفريقيا.

جرت العادة التقليدية على وضع الفيل الأسيوي "إليفاس ماكسيماس" Elephas maximus والفيل الأفريقي "لوكسودونتا أفريكانا" Loxodonta africana، كل في قسم منفصل، ولم يُجر اختصاصيو التقسيم أي تفرقة رسمية على مستوى الأنواع بين التجمعات الجغرافية في القارتين، هذا وينتشر الفيل الأفريقي في معظم أفريقيا السوداء Sub-Saharan Africa، من الغابات الاستوائية الممطرة في الوسط الغربي من القارة إلى مساحات شاسعة من الأحراش والأراضي المعشوشبة المفتوحة، الواقع معظمها شرق مناطق الغابات الكثيفة وجنوبها.

وفي إطار هذا الانتشار الواسع جرى في بعض الأحيان تمييز فيلة الغابات بشكل غير رسمي عن فيلة السافانا، وذلك استنادًا إلى مفاضلتها البيئية، وحجمها الأقل، وأنيابها الأطول والأكثر استقامة، وآذانها الأصغر والأكثر استدارة، وجبهتها الأكثر تسطحا، وعلى أية حال؛ فلم يُستفد كثيرا من هذه الفروق البيئية والشكلية الظاهرية حتى وقت قريب؛ حيث أعيد تفسيرها باستخدام مميزات تصنيف الخواص التطوري الجزيئي من قبل بعض الباحثين، مما استحق تعريفهم كنوعين منفصلين من الفيلة الأفريقية (ل. أفريكانا L. africana بالشكل الموجودة به في السافانا؛ و ل. سايكلوتيس L. cyclotis بالشكل الموجود به في الغابات).

وقد توصلت البحوث الأولية للتحليلات الجزيئية للحمض النووي في كل من المايتوكوندريا وجينات النواة إلى وجود فروق هائلة غير متوقعة بين فيلة الغابات وفيلة السافانا (شكل ٧-٩)، واستنادًا إلى شدة درجة الفروق الجينية قام روكا



شكل ٧ ـ ٩

تصنيف جغرافي جزيئي لأكثر من ١٠٠ فيل أفريقـــي (مـــع الفيلـــة الآســـيوية كمجموعة خارجية)؛ استنادًا إلى تسلسلات الدنا من أربعة جينات نووية ("روكا وزملاؤه ٢٠٠١)، وقد نشرت بحوث مشابهة (رغم وجود خلافات بارزة، انظر النص) في تسلسلات دنا المايتوكوندريا ودلائل المتواليـــات الجينيـــة القـــصيرة (إيجرت وزملاؤه ٢٠٠٢).

وزملاؤه .Roca et al ٢٠٠١، بتقدير أن كلاً من الل. أفريكانا والل. سـايكلوتيس، استمر في تطوره المنفصل عبر حوالي ٢٦٠٠ ألفية سابقة (مع إضـافة أو حـذف حوالي مليون سنة)، إضافة إلى ذلك فمن المحتمل أن يكون فيل السافانا قـد مـر بفترة اختناق (نقصان شديد) في تعداده (كما يستدل على ذلك مـن واقـع نقـصان تنوعاته الجينية) في الأزمنة التطورية الحديثة نسبيًا، ولم تفترق الفيلـة الأفريقيـة كثيرًا عن بعضها البعض، كما افترق أي منها عن أنواع الفيلة الأسيوية، وعلى أية حال فإن اختلافتها الجينية كانت باهرة وغير متوقعة.

وأكدت دراسة جزيئية لاحقة لتجمعات الفيلة في أماكن جغرافيـة إضـافية الإشارة العامة إلى وجود خطين منفصلين حاليًا للفيلة في أفريقيا، ولكنهـا أثـارت أيضًا مزيدًا من المفاجآت وبعض المصاعب في وجه ما بدا من بـساطة القـصة السابق ذكرها؛ فقد تم بشكل خاص التعرف بصفة مبدئية على خط جيني جغرافـي ثالث شديد التشعب، وشمل الفيلة القاطنة في الغابات ومناطق السافانا فـي غـرب أفريقيا، وما زال التاريخ التطوري لهذا الخط (بمعنى تحديد كيفية بدايته والمكـان الملائم له في الهيكل الأوسع لعلاقات الفيلة في أفريقيا). غير مؤكد وفـي انتظـار المزيد من البحوث الجينية الجزيئية. وينطبق الوضع نفسه علـى التحديـد الـدقيق لأصول العديد من خطوط الفيلة الفرعية الإضافية وتاريخها الـديموجغرافي فـي مناطق أخرى من القارة الأفريقية.

وبغض النظر عما ستنم عنه البحوث بعد ذلك فإن نتائج دراسات التـصنيف التطوري الجغرافي البازغة لها أهميتها لأسباب عديدة؛ أولاً: توضـح أن بإمكـان حتى البعض من أكثر الأنواع وضوحًا في العالم أن تضم داخلها فروعًا جينية لهـا ثقلها كانت خافية من قبل، ثانيًا: تقدم دليلاً على حقيقة أنه فيمـا يتعلـق بتحـرك الخطوط الجينية من منطقة جغرافية معينة إلـى غيرهـا عبـر مقيـاس الـزمن الإيكولوجي والمقياس التطوري؛ فحتى الكائنات سـريعة الحركـة مثـل الأفيـال

كادت تفشل في بعض الأحيان في تحقيق قدرتها الكامنة على الانتشار، ثالثًا: أوضحت مسألة أن التصنيف بالقرب من مستوى الأنواع قد يمثل تحديا قويًا، إضافة إلى كونه اجتهادًا شخصيًا إلى حد ما، خاصة أن تجمعات الكائنات المميزة جينيًا، التي شملتها الدراسات، غير قادرة على التهجين بسبب انعزالها جغرافيًا Allopatric (بما يُبقي موضوع إمكانية تهجينها في الطبيعة أمرًا غير موثوق فيه). وأخيرًا وليس آخرًا، فهي توضح العلاقة بين أنماط التصنيف التطوري الجيني الجغرافي، وجهود الحفاظ على البيئة، وفي حالتنا هذه فإن فيلة الغابات على وجه الخصوص مهددة بشدة؛ بسبب عمليات الصيد المحرم، وتدمير البيئة، ونظرا لتميزها التطوري الشديد فيجب أن تمنح جهود حمايتها درجة أعلى من الأهمية.

قاعدة برجمان

تعتبر القواعد الإيكولوجية الجغرافية مجرد تعميمات تصف العلاقات التجريبية بين سمات الكائنات الظاهرة ومتغيرات البيئة؛ فمثلاً تصف قاعدة جلوجر Gloger's rule الميل الملاحظ إلى اصطباغ الأنواع بصبغات داكنة في مناطق الرطوبة الشديدة، في حين ترصد قاعدة ألين Allen's rule ميلاً عامًا لدى الكائنات ذوات الدم الحار لامتلاك أطراف قصيرة في الأجواء الباردة؛ وأما قاعدة "حجم القبضة" Clutch-size فترصد ميلاً لدى معظم الطيور لامتلاك حجم قبضة أكبر في الارتفاعات العالية، وبصفة عامة فإن الأسباب الإيكولوجية والتطورية المحتملة لهذه السمات ما زالت محل خلاف، أشد كثيرًا من الخلاف حول وجود الميول الملاحظة ذاتها، على الرغم من حدوث الخلاف أحيانًا حول هذه الأخيرة بسبب وجود الكثير من الاستثناءات.

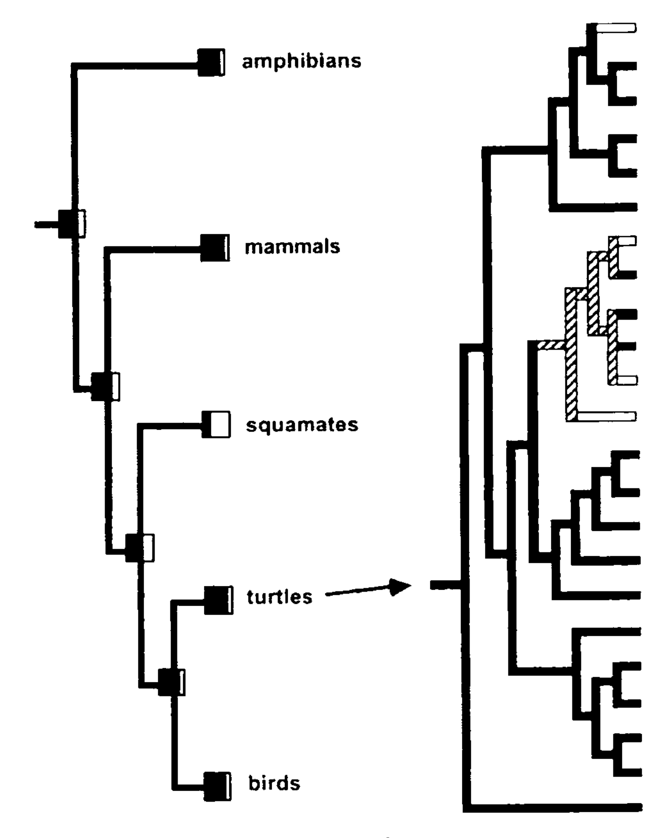
ولعل أفضل القواعد الإيكولوجية الجغرافية رسوخًا هي قاعدة برجمان Bergmann's rule، وكانت تعتبر من الناحية التقليدية أفضل القواعد فهمًا من حيث أهميتها لما يتعلق بعملية التكيف، وتقول قاعدة برجمان (١٨٤٧): إن حجم الجسم يميل إلى التناسب عكسيًا مع درجة حرارة المناخ، وذلك في أنواع معينة من الطيور والثدييات (أكبر مجموعتين من الحيوانات ذوات الدم الحار)، والتفسير التقليدي لذلك هو أنه لا بد أن يكون للحيوانات الكبيرة ميزة اصطفائية نسبية في المناخ الأبرد؛ حيث إن أجسادها بما لها من نسبة مساحة سطح إلى حجم الجسم، أقل من الحيوانات الأصغر حجمًا (مع اعتبار التساوي في كل الأمور الأخرى)، وأنها تميل بالوراثة إلى الحفاظ على الحرارة الناجمة عن عمليات التمثيل الغذائي (الأيض) بطرق أكثر كفاءة، وعلى أية حال فقد ألقت كثيرًا من الدراسات الحديثة الشك حول هذا التفسير بكشفها أن بعض الحيوانات من ذوي الدم البارد Poikilotherms تخضع أيضًا لقاعدة برجمان، وهذا يبدو بصفة خاصة في معظم أنواع السلاحف (أشتون وفيلدمان Ashton and Feldman ٢٠٠٣)، والسمندر Salamander (أشتون ٢٠٠٢)، المنتشرة جغرافيًا بحيث تتميز التجمعات التي تعيش في المناطق العالية بضخامة الجسم، وعلى الجانب الآخر يبدو أن معظم الزواحف الحرشفية تتبع الظاهرة العكسية لقاعدة برجمان؛ حيث كثيرًا ما تميل إلى صغر حجم الجسم بشكل واضح في المناخات الباردة (أشتون وفيلدمان ٢٠٠٣).

تصف القواعد الإيكوجغرافية بصفة عامة وقاعدة برجمان على وجه الخصوص- بمحض تعريفها - الخصائص للأنواع ككل، وليس الصفات الظاهرية للكائنات المفردة، وبقول آخر: قد تنطبق قاعدة برجمان على أحد الأنواع أو العكس (أو لا تنطبق)، ولكن هذا لا ينطبق على الحيوان المفرد؛ وتبرز أهمية هذه النقطة عند وضعها في إطار تحاليل خرائط التصنيف التطوري للخواص التي أجريت حتى الآن على عديد من مجموعات ذوات الأربع الكبرى، وفي تلك الممارسات،

يجري أولاً تحديد ما إذا كان النوع المدروس متمشيًا مع قاعدة برجمان أم مخالفًا لها، أم لا هذا ولا ذاك، ثم يجري رصد هذه الدرجات الكيفية، ورسمها على تصنيف منفصل للصنف قيد الدراسة، ويجري استنباط أو إعادة بناء الحالات الإيكوجغرافية للقاعدة، وقد طبق هذا الأسلوب على البرمائيات والسلاحف والحرشفيات والطيور والثدييات؛ إضافة إلى كل مجموعات ذوات الأربع ككل (دي كويروز وأشتون de Queiroz and Ashton ٢٠٠٤)، وتوجد بعض الأمثلة في الشكل (٧-١٠).

ويشير أحد الاستنتاجات التطورية من هذه التحليلات إلى أن حالة سلف الزواحف الحرشفية كانت مخالفة لقاعدة برجمان بشكل يكاد يكون مؤكدًا، على حين يرجح أن قاعدة برجمان كانت حالة السلف لكل من: السلاحف، والبرمائيات، والطيور، والثدييات. وتتبع نقطة أخرى مثيرة للاهتمام من النقطة السابقة، ألا وهي ما يبدو من أن لهذه الأنماط الإيكوجغرافية ميولاً للتوارث التطوري عبر الأنواع؛ وسواء اتبع أحد الأنواع أو إحدى الحزم قاعدة برجمان أو لم يتبعها فيمكن، إلى حد كبير، إسناد ذلك إلى حالة السلف. وهناك أمر ثالث وهو ما يبدو من أن لقاعدة برجمان بين ذوات الأربع نشأة قديمة جدًا، تسبق الظهورالتطوري لتنظيم حرارة الجسم بزمن طويل.

ويشير هذا الاستنتاج الأخير بقوة إلى التفسير التقليدي لقاعدة برجمان - بأن أحجام الجسد الكبيرة تتأقلم للاحتفاظ بالحرارة المتولدة داخليًا في الأجواء الباردة، لا يكفي لتبرير التكوين التطوري الأولي لهذا التوجه الإيكوجغرافي الواسع في الفقاريات، وهنا يبرز تلقائيًا عدد من الاحتمالات؛ فربما لم يكن لقاعدة برجمان إلا أقل علاقة بالحفاظ على الحرارة- إذا كانت هناك علاقة على الإطلاق- وينبغي ساعتها البحث عن تفسير بيولوجي مختلف تمامًا، وعلى سبيل المثال فإن القدرة على الحياة لفترات طويلة مع قليل من الطعام (بدلاً من الحفاظ على حرارة الجسم



شكل ٧ ـ ١٠

تحليلات تصنيف خواص تطوري لقاعدة برجمان في الفقاريـات ذوات الأربـع (دي كويروز وأشتون ٢٠٠٤). يظهر إلى اليسار حـالات الـسلف المحتملـة للمجموعات العظمى لذوات الأربع، وتدل نسبة حجم اللون الأسود إلـى اللـون الأبيض في المربعات على نسبة احتمال (مقدرة بأسلوب أقصى الترجيحـات) أن تكون إحدى حالات السلف المعينة خاضعة لقاعدة برجمـان أو عكـسها علـى التوالي، ويظهر إلى اليمين حالات السلف المحتملـة، كمـا قـدرت باسـتخدام أسلوب إعادة البناء حسب قواعد أقصى الاختزال، لـ٢٣ نوعًا مـن سـلاحف المياة العذبة ومن السلاحف الأرضية. وتدل الفروع السوداء على التمشي مـع قاعدة برجمان، وتدل الخطوط البيضاء على العكس، كما تدل الفروع المخططـة على حالات جدلية.

في حد ذاته)، قد تمثل تبريرًا معقولاً لامتلاك كثير من ذوي الأجساد التـــي تتغيــر درجة حرارتها تبعًا لتغير حرارة الجو، وكذا ذوو القدرة على تنظيم درجة حـــرارة الجسد، أجسادًا ضخمة في الأنظمة المناخية ذات التباين الشديد بين فصول الـــسنة، ومددًا طويلة من الجو البارد، أو ربما صحت الفرضية التقليديـــة بـــشأن التنظـــيم الحراري بالنسبة للقادرين على تنظيم درجة حرارة أجـــسادهم داخليًـــا، ولكنهـــا لا تنطبق على الفقاريات التي تتغير درجة حرارة أجسادها تبعًا لدرجة حرارة الجـــو المحيط بها، وفي تلك الحالة فربما بقيت قاعدة برجمان لمدة طويلة في سياق مسيرة التطور على الرغم من انحراف أهميتها التأقلمية، وهناك أمثلة أخرى معروفة مـــن هذا النوع العام، وعلى سبيل المثال فقد تغيرت طبيعة الضغوط الانتقائيـــة بـــشكل جذري، كما تطورت بعض عظام الفك لذوي الأربع وتحولت تدريجيًا إلى عظـــام الأذن لدى الثدييات.

وكما هي العادة دائمًا، فإن علاقات السمات والأنماط، كمـــا تكـــشف عنهـــا خرائط التصنيف التطوري للخواص، لا يمكنها وحدها التأكيد القاطع لعمليات سببية تطورية، ولكن بإمكانها المساعدة على تحديد مواقف تطورية ملغزة عنـــد ظهـــور نظريات سببية جديدة، ويجري اختبارها بنجاح.

خاتمة

أود قبل الانتهاء أن أكرر مسألتين؛ أولاً: على الرغم من إبرازي لاستخدام أداة التصنيف الجزيئي كخلفية تاريخية لتفسير إيكولوجية الكائن وتطوره، فإن ذلك قد حدث في المقام الأول ليعطي إطارًا متماسكًا ومنظمًا لهذا الكتاب، وفي الحقيقة يمكن تقدير التصنيفات بنجاح باستخدام كل أشكال صفات الكائن المورفولوجية والسلوكية وغير ذلك، وفي الواقع فإن كل التصنيفات المنشأة قبل الستينيات، وكثير بعدها، اعتمدت على الصفات التصنيفية التي يمكن مراقبتها، بدلاً من البروتينات والأحماض النووية، وفي العادة تميل تصنيفات الخواص الجزيئية الموثقة جيدًا، إلى الاتفاق مع التصنيفات القائمة على الدراسات الجيدة للأنماط المورفولوجية (كما هو متوقع)، وفي بعض الأحيان يبدو ظاهريًا أنهما مختلفان. كما حاولت أن أوضح في الأمثلة المستخدمة، ولعل حل الخلافات يكون مفيدًا لكليهما فيما يتعلق بتطور كل من الجزيئات والكائنات، وقد أبرزت التوجهات الجزيئية للتصنيف التطوري للخواص؛ لأنها منحت منظورًا جديدًا ومثيرًا للعالم البيولوجي، وإذا كنت قد أبرزت الاختلافات التصنيفية الظاهرة بين مختلف أنواع البيانات (بشكل غير متناسق)، فقد كان ذلك فقط بسبب أنها أكثر الأمور إثارة من الناحية العلمية.

ثانيا، فيما يتعلق بأي، أو كل دراسات الحالات المذكورة، تبقى الاستنتاجات المتوصل إليها (سواء من قبل الباحثين الأساسيين أو مني) مبدئية لأسباب عديدة، وعلى سبيل المثال ما زال الجدل قائمًا بشأن الجدوى التصنيفية النسبية لمختلف أنواع البيانات الجزيئية وتحليلاتها الإحصائية، كما أن الخلافات ما زالت مستمرة بشأن العلاقات التاريخية المحددة ضمن كثير، إن لم يكن معظم المجموعات

التصنيفية المعنية، وتسود التحفظات بشأن عديد من تفاصيل توجه تصنيف الخواص المقارن، وتحليلات خرائط تصنيف الخواص التطوري ذاتها (انظر الفصل الأول والملحق)، ويمر الآن مجال التصنيف المقارن بمرحلة من النمو المتزايد، خاصة وهو يدخل عصر الـ"جينومكس" مدعما بوسائل مطردة القوة سواء من الإمكانات المعملية أو الأساليب التحليلية لجمع البيانات وتفسيرها؛ بناء على ذلك لن أندهش إذا وضعت بعض الاستنتاجات البيولوجية الحالية، بشأن أصناف معينة، محل المساءلة من خلال اكتشافات جديدة، كما أني لن أفزع بلا داع من هذا التقدم؛ فهذه هي طبيعة العلم، خاصة في الجبهات النشطة مثل التصنيف التطوري للخواص، وعلى الرغم مما قد تحتاجه بعض الاستنتاجات الحالية من تعديل، أو حتى الهجران، مع ما قد يتاح من معرفة جديدة أفضل، فسيظل رسم خريطة التصنيف التطوري للخواص أداة تفسيرية قوية لأنماط كثيرة من الدراسات الإيكولوجية والتطورية.

بناء على ذلك، لم تكن نيتي الإشادة باستنتاجات بيولوجية معينة من تحليلات خرائط التصنيف التطوري للخواص، ولكن توضيح الكيفية التي يساهم بها تصنيف الخواص المقارن في الاكتشافات البيولوجية، ومن هذا الإحساس المهم فإن أعظم المتع في البحث العلمي، كما هي في نواحي الحياة الأخرى، تكمن في كثير من الأحوال في البحث ذاته بدلاً من النتيجة النهائية، وعلى الرغم من الشوائب والأخطاء الكامنة الحالية فإن تصنيف الخواص المقارن يمنح أسلوبا قويًا جديدًا للبحث في السمة التطورية للطبيعة، فإذا كان هذا الرأي قد تم توصيله، مع ما يتضمنه من إثارة أكثر للاهتمام بالصنائع المدهشة للعالم الطبيعي، فيكون هذا الكتاب قد وصل إلى هدفه.

ملحـــق

تمهيد عن رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص

يغطي كثير من المراجع الحديثة (انظر المراجع في الفصل الأول) التقنيـــات المعملية للدراسات الجزيئية عن الجينات، وكذا وسائل تحليـــل البيانـــات المتعلقـــة بالتصنيف التطوري للخواص، وتقدمها بمستوى ملائم، اعتمادًا على نوع الكتـــاب، لقراء يتراوحون ما بين مبتدئين، وخبراء، وعلى ذلك فسيقصر هذا الملحق اهتمامه على بعض المفاهيم والوسائل الأساسية المتعلقة بشكل خاص بخـــرائط التـــصنيف التطوري للخواص في حد ذاتها، وبقول آخر: يُفترض، من أجل الأهداف الحاليـــة، أنه قد جرى جمع بيانات جينية جزيئية مناسبة، كما حُللت بشكل سليم مـــن أجـــل تقدير شجرة قوية للتصنيف التطوري للخواص للأصناف المعنية، وأن الهدف الآن هو مطابقة توزيع أشكال تصنيفية معينة على تلك الـــشجرة، ومـــن الطبيعـــي أن الأحوال البديلة للصفات التصنيفية معروفة فقط في الأنواع الموجودة حاليًا (العقـــد الخارجية) في شجرة التصنيف، وأهداف خرائط التصنيف التطوري للخواص، هي استنتاج أحوال صفة السلف عن مختلف العقد الداخلية، وتقـــدير الانتقـــالات بـــين حالات الخواص عبر مختلف فروع الشجرة، وستغطى هنا الجوانب الأوليـــة فقـــط لمطابقة تصنيف الخواص، وأما لتناول أوسع وأكثر عمقًا للموضوع، بما في ذلـــك تفاصيل الإجراءات، فانظر بروكس وماكلينان **Brooks and McLennan** ١٩٩١، ٢٠٠٢، وإيجليتون وفين- رايت **Eggleton and Vane-Wright** ١٩٩٤، وهارفي وباجل **Harvey and Pagel** ١٩٩١، وهارفي وزمـــلاؤه **Harvey et al.** ١٩٩٦، وماديـــسون وماديـــسون **Maddison and Maddison** ٢٠٠٠، وبـــيج وهـــولمز **Page and Holmes** ١٩٩٨، وغيرها من المراجع المذكورة أدناه.

تاريخ مفاهيم الكلاديسيات Cladistics ومفرداتها

رتب اختصاصيو التنظيمات، بدءًا من أرسطو إلى لينـــاوس ومـــن بعـــده، الكائنات بصفة تقليدية في مجموعات، وشيدوا تقسيمات بيولوجيـــة تعتمـــد علـــى تقييمات كمية أو نوعية، للتشابه الإجمالي (تشابه السمات) بين الأصـــناف، وبنـــاء عليه فشلوا في حقيقة الأمر في التفرقة بين مصدرين تطوريين محتملين للتـــشابه: تشابه أبوي (شق التشابه النوعي الناجم عن المشاركة في السلف)، والهوموبلاسي Homoplasy (شق التشابه النوعي الناجم عن تطور تقاربي من ســـلف مـــستقل). وكانت النتيجة النهائية في كل حالة الخروج بتصنيف بيولوجي يعكس بعض الخلط بين التاريخ الجيني (إشارة التـــصنيف التطـــوري)، والهوموبلاســـي (الـــشوشرة التصنيفية).

وقد ظهر كتاب في ١٩٦٦ غيّر من المسار النظري والعملي للمتخصـــصين فـــي التنظيم، وكان الكتاب عبارة عن ترجمة إنجليزية لأحد الكتب التي كتبها عالم الحـــشرات الألماني فيلي هينيج Willi Hennig في عام ١٩٥٠، وقد فرض فـــي كتابـــه "تظاميـــات التصنيف التطوري" "Phylogenetic Systematics" ١٩٦٦ أطروحتـــه بـــأن التـــصنيفات الأحيائية يجب أن تعكس علاقات التصنيف التطورية فقـــط، ومـــن ثـــم بـــدأت الثـــورة الكلاديسية الهينيجية في أسلوب تصنيف الخواص[١] Hennigian cladistic revolution، التي دعت إلى التفرقة الواضحة بين تشابهات الكائنات الناجمة عن الاشتراك فـــي السلف، وتلك الناجمة عن التطور التقاربي، بما يُقوّم الانطباعات الخاطئة العظمـــى للتنظيمات التقليدية، وقد توسع هينيج في حجته إلى أبعد من ذلك بكثير، أولاً: ابتكر اللفتة المفتاحية بأن للتشابه الزائف (الطفيلي) في حد ذاته عنصرين مهمين، يرجـــع

(١) التصنيف المبني على أساس تاريخ التطور وتمثيله. [المترجم]

أحدهما إلى الصفات المشتركة المستحدثة (synapomorphies)، ويرجع الآخر إلى الصفات المشتركة الموروثة من السلف (symplesiomorphies) (انظر تعريف هذه المصطلحات الفايلوجينية في المؤطر A1)، ثانيًا: شرح هينيج السبب في أن بإمكان الصفات المستحدثة الحقة وحدها تحديد المجموعات أحادية الأصل (الحزم) بدقـــة، والتي ينبغي لها الظهور فقط في تمثيلات التقسيم المبني على الفايلوجيني (تصنيف الكائنات المبني على تأريخاتها التطورية المفترضة وعلاقاتها) (التاريخ التطوري).

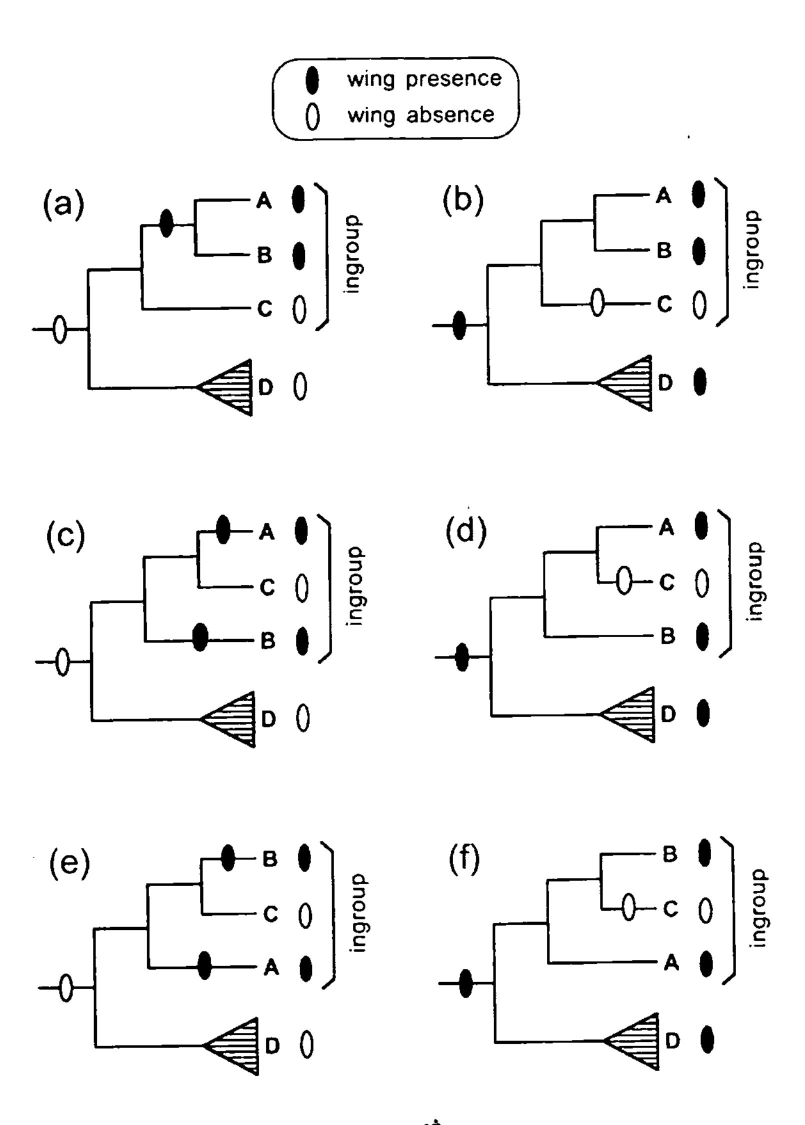
وإن الرؤية المنطقية الأساسية (المتفق عليها عالميًا الآن)، التي بنيت علـــى أساسها الملاحظتان الأخيرتان لهينيج، يمكن توضيحهما من خلال المثل التالي الذي يشمل ثلاثة أنواع "داخلية"(١) (A, B, C) داخل إحدى المجموعات، ونوعين أو أكثر من أصناف "خارجية"(٢) (D)، وبالتغاضي عن (D) في الوقت الحالي، وافتـــراض وجود تفرعات فقط في شجرة تصنيف تطوري ذات جذر، يمكن في هـــذه الحالـــة انتساب الأنواع الداخلية إلى بعضها البعض تطوريًا بأي من ثلاثة طـــرق (شـــكل A1) ((C (A,B)) أو ((B (A, C))، أو (A (C, B))). افترض الآن اشتراك A، و B في إحدى الصفات التصنيفية (مثل وجود أجنحة) التي لا يمتلكها C، يمكن تفـــسير هذا التوزيع للصفات بأساليب عديدة، استنادًا إلى صحة بنية رسم شـــجرة التطـــور (بنية تفرعات الشجرة) وملاءمتها للأنواع الداخلية، وحالة الصفة (مجنح أو غيـــر مجنح) التي كان عليها حالة السلف الأصلية. (شكل A1)، وعلى سبيل المثـــال، إذا كانت A، C صنفين شقيقين، ويمثلان حزمة لا علاقة لها بـــB (اللوحتـــان c و d في الشكل A1)، إذا، يعزى الوجود المشترك للأجنحة في A، B، إلى تطور تقاربي

(١) الأنواع الداخلية: الأنواع الواقعة في دائرة الاهتمام التصنيفي التطوري (أي الجاري تقدير تصنيفها التطوري). [المترجم]

(٢) أصناف خارجية: أحد الأصناف يقع تصنيفه التطوري خارج الحزمة المعنية بالاهتمام. [المترجم]

(مثل اللوحة c)، أو إلى الاحتفاظ بحالة الصفة لدى الـسلف (اللوحـة d) اعتمـاذا بالتوالي على ما إذا كانت الأجنحة مستحدثة (Apomorphic ،Derived) أو مستمدة من السلف Ancestral (Plesiomorphic)، وبالمثل، إذا كان B، C صنفين شقيقين يكونان مجموعة ذات أصل تصنيفي واحد، مع إبعاد A (اللوحتان e و f في الـشكل A1) إذًا يمكن اعتبار وجود الأجنحة في A و B، إما بسبب تطور تقاربي (اللوحـة e)، وإما بالاحتفاظ بحالة الصفة من السلف (اللوحة f).

وضمن الترتيبات الستة التصنيفية الموضحة في الشكل A1، يمثـل وجـود الأجنحة صفة مستحدثة مشتركة لأصناف داخلية في اللوحة a فقط، ومن ثـم فـإذا كان وجود الأجنحة يمثل حالة مستحدثة حقيقية، إذًا، بناء على قواعد هينيج، فـإن اللوحة a وحدها هي التي تعطي موجزًا موثوقًا فيه عن التاريخ التطـوري لهـذه الأنواع وصفاتها، وفيما عدا ذلك تكون المشاركة في وجود الأجنحة، إما غير كافية للبت (اللوحات h و d و f)، وإما مضللة بحق (اللوحتان c و e) فيما يتعلق بالتعرف على A و B باعتبارها صنفين شقيقين في إحدى الحزم، ويمكن القول إن إسـهامات هينيج للنظرية التصنيفية كانت في توضيح ما كان يعد ساعتها مفهومًا جديدًا بـأن الصفات المستحدثة المؤكدة فقط يمكنهـا تحديـد المجموعـات أحاديـة الأصـل التصنيفي، وبشكل أكثر عمومية، دعَم المسألة المهمة، بأن مختلف توزيعات حالات الصفات متعلقة بالأنماط التصنيفية بأساليب يمكن تفسيرها بالمنطق.



شكل A1

كلادوجرامات افتراضية توضح الترتيبات الفايلوجينية البديلة لثلاثة أصناف "داخلية" (A-C)، إضافة إلى حزمة "خارجية" (D) (انظر النص)، يفترض أن غياب الأجنحة هو حالة السلف في كل من a، وc، وe ، على حين يفترض أن وجود الأجنحة يمثل حالة السلف في كل من b، وd، وf.

المؤطر A1. مصطلحات تصنيف الخواص التطوري ومفاهيمه (أفيس 2004)

I- طبقات تشابه الكائنات:

(a) *phenetic similarity* : التشابه العام (الكلي) بين كائنات.

(b) *patristic similarity*: التشابه الأبوي، شق التشابه العام الذي يعزى إلى سلف مشترك.

(c) *homoplastic similarity (homoplasy)*: تشابه نتيجة تطور مستقل متشابه، وفي مفهومه الضيق، هو شق من التشابه العام ناتج عن تطور تقاربي من أسلاف لا تربطها علاقة، كما يستعمل المصطلح أيضا بمفهوم عام ليعني كل الخطوات الإضافية للتطور في شجرة تصنيف صفات تطورية؛ مثل ما قد يحدث من تطور تقاربي، أو متواز، أو ارتداد تطوري لحالات الصفة.

II- طبقات حالة الصفة المستخدمة لتحديد تشابه الكائن:

(a) *plesiomorphy*: (بليسيومورفي) حالة إحدى الصفات يرجع أصلها إلى السلف (أي موجودة لدى سلف مشترك للأصناف قيد الدراسة).

(b) *symplesiomorphy*: (سمبلسيومورفي) حالة إحدى الصفات يرجع أصلها إلى السلف ويشترك فيها اثنان أو أكثر من الأصناف المنحدرة منه.

(c) *apomorphy*: (أبومورفي) حالة إحدى الصفات التي تطورت حديثا (مستحدثة) (أي ليست موجودة في السلف المشترك للأصناف قيد الدراسة).

(d) *synapomorphy*: (سينابومورفي): حالة صفة مستحدثة مشتركة بين اثنين أو أكثر من الأصناف المنحدرة.

(e) *autapomorphy*: (أوتومورفي) حالة صفة مستحدثة مقصورة على صنف واحد فقط.

III- تعريفات أخرى ذات علاقة:

a- *monophyletic group or clade* : مجموعة أو حزمة تصنيفية 'مونوفايليتيك'. وهي مجموعة تطورية، تتضمن سلفا مشتركا وكل سلالاته. أو مجموعة يمكن تعقبها إلى إحدى العقد في شجرة تطور.

b- *paraphyletic group*: مجموعة بارافايليتيك: مجموعة مصطنعة تضم سلفا مشتركا، وبعض سلالته وليست كلها.

c - *polyphyletic group*: مجموعة بوليفايليتيك: مجموعة مصطنعة ناتجة من سلفين محددين أو أكثر. أو مجموعة يمكن تعقبها إلى عقدتين أو أكثر في إحدى شجرات التطور.

d- *ingroup*: مجموعة داخلية: الأنواع الواقعة في دائرة الاهتمام التصنيفي (أي الجاري تقدير تصنيفها التطوري).

e - *outgroup*: مجموعة خارجية: إحدى الأصناف يقع تصنيفها خارج الحزمة المعنية بالاهتمام.

f- *sister taxa*: أصناف شقيقة: أصناف نابعة من إحدى العقد المعنية في إحدى التصنيفات التطورية.

وبطبيعة الحال، تطبق قواعد هينيج عند محاولة بناء تمثيل لعلاقات التفرع (كلادوجرام) من واقع بيانات مورفولوجية، أو غيرها من بيانات تصنيفية (أي من دون امتلاك شجرة جزئية أو غيرها، باعتبارها خلفية مستقلة لتصنيف الخواص التطوري). إلا أن المنطق الهينيجي له ارتباط مهم لرسم الخرائط التطورية لتصنيف الخواص في حالة توفر شجرة ما في الخلفية، كما يمكن ملاحظته بمزيد من الإيضاح بالرجوع إلى الشكل **A1**، ومن أجل مجرد المناقشة، لنفترض الآن أننا نعلم (من واقع البيانات الجزيئية الضخمة، أو غيرها من الدلائل غير المتعلقة بوجود الأجنحة أو غيابها في حد ذاته) أن التصنيف التطوري الحقيقي للأنواع "الداخلية" هو (C (A، B)) إذًا، يمكننا باستخدام المنطق الاختزالي (انظر اللاحق) استنتاج أن الأجنحة إما مستحدثة (اللوحة a) وإما موروثة (اللوحة b) للأصناف **A**، **B**، مع عدم ترجيح مشاركة التطور التقاربي، إضافة إلى ذلك فإذا كنا نعرف بالقطع أن حالة الصفة السلفية كانت غياب الأجنحة (اللوحة a)، لأمكننا استنتاج- بترجيح قوي- أن نشأة الأجنحة حدثت عبر (كما أنها بالطبع تحدد) الفرع المؤدي إلى حزمتي **A**، **B**.

وفي الواقع العملي، كيف يمكن استنتاج امتلاك حالة الصفة السلفية للمجموعة "الداخلية"؟ ولعل الإجابة واضحة أحيانًا؛ افترض مثلا أن **A**، **B** في الشكل **A1**، هما نوعان من الخفافيش، وأن **C**، **D** من الثدييات الأخرى، وما دامت أن كل الثدييات تقريبًا (وكذا أسلافهم من الزواحف) لا تطير، فتكون بذلك حالة الصفة (وجود الأجنحة) المشتركة في **A**، **B**، حالة مستحدثة بكل وضوح، وبذلك، وعلى هذا المستوى من الفحص، ينتمي كل من الخفاشيْن إلى حزمة محددة بوضوح، مختلفة عن **C**، **D**، وعلى أية حال يعتمد الأمر إلى حد كبير على إطار مرجعية التصنيف التطوري؛ ذلك لأن ما قد يبدو أنه حالة مستحدثة لإحدى الصفات، على أحد مستويات التصنيف الهرمي، قد يكون حالة السلف عند مستوى

هرمي آخر، وعلى ذلك قد يكون كل من A، B، C، D أنواعًا من الخفافيش، وساعتها يكاد يكون مؤكدا أن السلف المباشر القريب لكل من A، B، كان مجنحًا. وفي هذا السياق المنقح يصبح وجود الأجنحة في A، B حالة مشتركة للسلف، ومن ثم، لا تفيد كثيرا بشأن العلاقة الدقيقة بين A، B في مقابل باقي الخفافيش.

وفي الواقع العملي، فإن أكثر الوسائل الكلاديسية استخداما لاستخلاص حالة الصفة عند السلف لمجموعة "داخلية"، هي فحص مجموعات "خارجية" ذات علاقة أيضًا، تضم- مثاليًا- حزمة شقيقة للمجموعة "الداخلية"، ويستطرد المنطق على النحو التالي: ربما كانت حالة الصفة المشتركة بين المجموعة "الخارجية"، وبعض أعضاء المجموعة الداخلية أو كلها، هي حالة سلف (موروثة عن السلف) المجموعة "الداخلية"، بحيث ينظر إلى الحالات الأخرى للصفة (مستحدثة) التي ينفرد بها الأعضاء الآخرون في المجموعة "الداخلية"، بوصفها صفات مستحدثة، تحدد بصفة مبدئية حزم مجموعات داخلية معينة، وبناء على ذلك، تشير اللوحات a، c، e في شكل A1 إلى أن حالة السلف للمجموعة "الداخلية" كانت غياب الأجنحة، وساعتها يعد A، B صنفين شقيقين مميزين بصفة مستحدثة مشتركة (كما في اللوحة a) على حين تشير اللوحات b، d، f إلى أن حالة السلف للمجموعة "الداخلية"، كانت وجود الأجنحة، وساعتها يكون لـ C صفة مستحدثة متفردة لصنف واحد (Autapomorphy)، من دون تحديد لأي حزم لمجموعات "داخلية".

أسلوب أقصى حدود الاختزال الإحصائي

أتاح منطق هينيج تقدمًا مفاهيميًا مفتاحيًا في إحكام الوسائل المختزلة (الموجزة) التي تحاول تفسير توزيعات حالة الصفات تطوريًا بأسلوب يبدو سهلاً ومباشرًا بقدر الإمكان، ويتطلب إعادة بناء شجرة باستخدام أسلوب أقصى حدود

الاختزال أقل عدد من التغييرات التطورية؛ لتفسير الفروق بين حالة الصفات الملاحظة بين الأصناف المعينة التي يجري فحصها؛ أي أن أكثر الأشجار اختزالاً تقلل عدد الخطوات التطورية اللازمة للتعامل مع مجموعة معينة من البيانات العملية، وبصفة عامة تعد قاعدة الاختزال بمثابة شفرة (موسى) "أوكهام"[١] (Occam's razor) الأساسية كما يجري تطبيقها في المسائل التصنيفية.

وعلى سبيل المثال، تتضمن اللوحة a في شكل A1 تغير حالة صفة واحدة (خطوة تطورية واحدة) على طول أفرعها، على حين تتضمن الشجرات البديلة في كلٍّ من اللوحتين c، e، تغييرين في حالة الصفة في كل منهما، وعلى ذلك، وطبقًا لمعايير الاختزال مع اعتبار أن عدم وجود الأجنحة كان حالة السلف، تفضل الشجرة a عن الأشجار c، أو e، ويتضمن كل منهما مقارنة أعضاء متشابهة في الشكل ولكنها نشأت مستقلة تطوريًّا. ومن منطلق منطق مشابه، فإذا افترضنا أن وجود الأجنحة كانت حالة السلف (بحيث تنم A، وB عن تشابه موروث)، فتكون الأشجار الممثلة في اللوحات b، وd، وf، متضمنة تغييرًا واحدًا في حالة الصفة في كل منها، وينتفي بذلك أساس تحديد الفرق بين هذه التصنيفات باستخدام عامل "الاختزال".

ولكن، حتى في هذه الحالة المبسطة للغاية، ذات مجرد ثلاثة أصناف وصفتين متبادلتين (شكل A1)، يمكن تصور عدد لا نهاية له من السيناريوهات الأخرى لتغيير حالات الصفات؛ ففي اللوحة c على سبيل المثال فإن الخط التطوري الواصل بين جذع الشجرة وبين الأنواع الموجودة C يحتمل أنه تعرض إلى امتلاك ثم فقدان لاحق للأجنحة، ولكن- مرة أخرى- سيكون للشجرة بوجه عام

(١) شفرة "أوكهام" مصطلح يرجع إلى القس المفكر وليام من أوكهام 1285-1349. والمقصود: التفرقة بين الفرضيات المتنافسة، من خلال التخلص من أقصى عدد من الزوائد مما ليس له علاقة مباشرة بالموضوع. [المترجم]

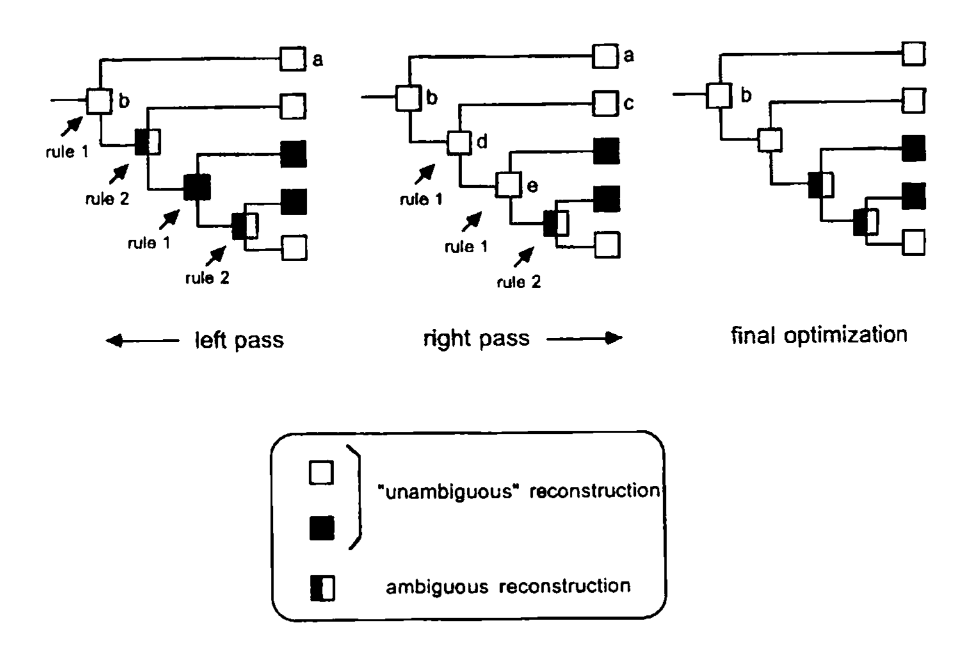
انتقالان لحالة الصفة على الأقل. وفي الواقع، ومن جهة المبدأ، فمن المحتمل حدوث أي عدد من الانتقالات بين امتلاك أجنحة أو عدمه عبر أي من فروع الشجرة في الشكل A1، ولكن كل هذه التفسيرات التطورية ستكون أقل اختزالاً مما تمت مراعاته بالفعل.

وتطرح هذه الاعتبارات عددًا من المسائل الأساسية ذات العلاقة بشأن أسلوب أقصى الاختزال؛ أولاً: لا يعد إعادة بناء شجرة، من واقع بيانات حقيقية، باستخدام أسلوب أقصى الاختزال؛ تصويرًا صحيحًا بالضرورة لتاريخ التصنيف التطوري للأنواع أو الصفات المدروسة؛ حيث يجوز أن يتبع التطور مسارات ملتفة، بدلاً من اتباع أقصى المسارات المباشرة، ثانيًا: قد تكون إعادة بناء الانتقالات بين الحالات المختلفة للصفات في إحدى الشجرات مختزلة بالقدر نفسه (قارن اللوحات a، وb، وd، وf)، وساعتها يصبح من المستحيل- من دون معلومات إضافية- تقدير أي البنيات التطورية هو الصحيح (حتى مع افتراض أن التطور اتخذ أقصر الطرق)، ثالثًا: عندما تحدث تغييرات حالات الصفة بسرعة عبر فروع شجرة التطور فسيفشل غالبًا أي أسلوب مبني على الاختزال في استعادة التاريخ التطوري الحقيقي لهذه الصفات (إلى حد ما على الأقل)، وتعني كل هذه النقاط أن أسلوب أقصى الاختزال، في سياق رسم خريطة للتصنيف التطوري للخواص، يمكن تطبيقه على أفضل وجه عندما تكون تغييرات حالة الصفة قليلة نسبيًا ومتباعدة عبر الفروع في شجرة معروفة البنيان، وعند توفر مزيد من المعلومات للمساعدة في تقدير موقع حالة الصفة (حالات سلفية في مقابل مستحدثة).

وهناك نقطة رابعة مهمة؛ فقد يعتمد تفسير بيانات التصنيف المختزل، بصفة حرجة على النموذج التطوري المفترض بشأن تغييرات حالة الصفات؛ وعلى سبيل المثال قد تكون بعض حالات الصفة متغيرة وسهلة الارتداد بحرية في مسار

التطور، على حين قد يميل غيرها إلى الانتقال التطوري أو حتى إلى عدم الارتداد إلى حالات سلفية معينة؛ ومن أجل المواءمة لمثل هذا الموقف تسمح بعض برامج الكمبيوتر الخاصة برسم خرائط التصنيف التطوري للصفات للمستخدمين بتحديد الاحتمالات النسبية لمختلف أنماط الانتقالات بين حالات الصفة قبل البدء في باقي الخطوات (بافتراض معرفة تلك الحالات أو بالإمكان تحديدها من خيوط دلائل أخرى). وعلى سبيل المثال قد يكون لدى الباحث مبررات جينية أو إيكولوجية لترجيح سهولة الفقدان التطوري للأجنحة في مقابل اكتسابها. ويمكن ساعتها إجراء إعادة بنيات رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص بالأسلوب المختزل بما يتلاءم مع الموقف، وعلى أية حال فليس من السهل في الظروف الطبيعية الحصول على المعدلات النسبية للتنقلات التطورية من واقع معلومات آمنة ومستقلة، وموضح أحد الأمثلة المتطرفة عن كيفية تأثير النماذج التطورية البديلة على تفسيرات خرائط التصنيف التطوري للخواص في الجزء الخاص بأكسية البط في الفصل الثالث.

وعمليًا، تتضمن تحليلات رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص أصنافًا وصفات وانتقالات تطورية بين حالات الصفات أكثر مما هو مبين في الشكل **A1**، وقد صممت برامج كمبيوتر للمعاونة في تقدير حالات الخواص السلفية وتغييرات حالات الخواص، بعد إمدادها ببيانات من إحدى شجرات التصنيف، مع التوزيعات الملاحظة للأنماط التصنيفية ذات العلاقة في الأصناف الموجودة، وفيما يتعلق بتحاليل خرائط التصنيف التطوري للخواص باستخدام الأسلوب المختزل فإن أكثر برامج الكمبيوتر استخدامًا هو برنامج ماكليد **MacClade** (ماديسون وماديسون **Maddison and Maddison** ٢٠٠٠)، وبه إرشادات سهلة للاستعمال (انظر أيضًا "هال" **Hall** ٢٠٠٤) وإمكانات متميزة للرسوم البيانية. ويوجد أحد أمثلة الحسابات المختزلة التي استخدم فيها برنامج ماكليد لإعادة بناء حالة الصفات لدى السلف في المؤطر **A2**.


a
b
rule 1
rule 2
rule 1
rule 2
a
b
c
d
e
rule 1
rule 1
rule 2
b
left pass
right pass
final optimization
"unambiguous" reconstruction
ambiguous reconstruction

الموظر A2. إعادة بناء حالات الصفة لدى السلف باستخدام أسلوب أقصى الاختزال (كننجهام وزملاؤه ١٩٩٨)

تتكون البيانات المستخدمة لبدء التحليل مما يلاحظ من حالات الصفة في الأنواع الموجودة؛ مثل حالات "الأسود" في مقابل "الأبيض" في الأنواع الخمسة المبينة في الرسم البياني أدناه.

ويفترض معرفة التصنيف التطوري الصحيح لهذه الأنواع من واقع دلائل مستقلة، ويفترض في هذا المثال، أن حالات الصفة متساوية الثقل، وأنها غير مرتبة بصفة مبدنية، ويتوجه أسلوب "ماكليد" إلى البدء بإجراء مرور ماسح جهة اليسار، يعبر فيه الشجرة باستخدام القواعد التالية:

القاعدة الأولى: إذا اشتركت أي حالات في عقد السلالات فترجع منظومة الحالات المشتركة إلى السلف.

القاعدة الثانية: إذا لم توجد حالات تتشارك فيها عقد السلالات فتوصف حالة السلف بأنها مبهمة.

ثم يُجري ماكليد بعد ذلك "مرورا ماسحا جهة اليمين، وفي أول خطوة في أثناء المرور إلى اليمين يجري تحديد حالة العقدة a، من واقع الحالة السابق تحديدها من المرور "اليسارى" للعقدة b، وحالة شقيقتها العقدة a، وفي الخطوة التالية تحدد حالة العقدة e، من واقع حالة العقدة d، وشقيقتها c، وهلم جرًا.

ثم يقدر ماكليد الحالة الأكثر ملاءمة لكل سلف، كما هو موضح للعقدة b، كما يلي: يوضع في الاعتبار حالة تلك العقدة المستشفة من المرور الماسح جهة اليمين بالمشاركة مع حالات العقدتين المنحدرتين منها، المتعارف عليهما من المرور الماسح جهة اليسار، ثم اختيار الحالة صاحبة أكبر تمثيل من بين هذه المنظومات الثلاث، فإذا لم تحصل أي حالة على أغلبية معينة تظل العقدة مبهمة.

إن الهدف الأساسي من استخدام برنامج ماكليد هو إعادة بناء تطور حالة الصفات ومطابقتها على أي شجرة تصنيف يجري تحديدها مسبقًا بمعرفة المستخدم، وفيما يتعلق بمعظم دراسات الحالة المعروضة في هذا الكتاب قدرت مثل هذه الأشجار باستخدام بيانات جينية جزيئية، ثم استعمل الباحثون برنامج ماكليد (أو برامج مشابهة) لتفسير التأريخات التطورية لصفات بعينها، منسوبة إلى ذلك الإطار التاريخي، ولا يوجد سبب لعدم إمكان استخدام بيانات الصفات ذاتها بصفتها قاعدة للشجرة المحددة، ولكن يُفضل في الموقف المثالي، ألا تكون هذه البيانات التصنيفية مرتبطة بحالات الصفة التي سيجري وضع خريطة لها (وإلا سيكون هناك احتمال كامن لتفسيرات مختلفة).

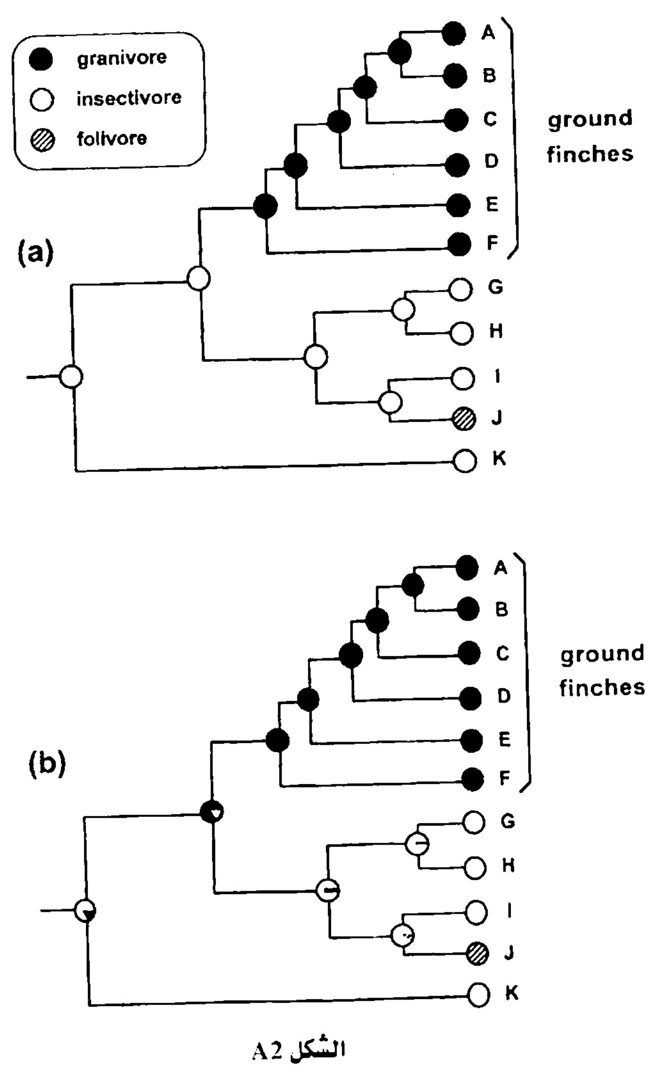
وإلى عهد قريب، كان أسلوب أقصى الاختزال هو الأسلوب التقليدي الوحيد المتاح لرسم خرائط حالات الصفة النوعية على التصنيفات (هولسنبك وزملاؤه Huelsenbeck et al. ٢٠٠٣)، وعلى الرغم مما يحمله أسلوب أقصى الاختزال من تعقيدات وأخطاء محتملة فإن معظم اختصاصيي البيولوجيا يتفقون على أنه ربما كان استخدامه أفضل، حتى ولو بشكل غير منقح، عن إغفال تاريخ التصنيف التطوري برمته فيما يتعلق بمحاولات تفسير التأريخات التطورية لانتقالات حالة الصفات، وفي الخلاصة: ينبغي الاحتفاظ بموقف متحفظ جدًا عند تفسير نتائج خرائط التصنيف التطوري للصفات المستخدم فيها الأسلوب الاختزالي (أو أي وسيلة أخرى لإعادة هيكلة خرائط تصنيف الصفات).

أقصى الترجيحات

توجز خريطة التصنيف التطوري للصفات المبنية على أساس أقصى الاختزال بوصفها كلادوجراما مع التحديد المبدئي لحالات الصفة لدى السلف عند

العقد الداخلية وبطول أفرع الشجرة، وفي ظاهر الأمر فلكل من مثل هذه التشبيهات أحد أوجه النقص المتمثل في فشلها في نفي البنيات البديلة المحتمل تمشيها مع البيانات؛ بحيث لا يمكن تقدير عدم اليقين في التقييم التطوري بشكل قاطع، ويتحاشى أحد التوجهات الأحدث لتحليل خرائط التصنيف التطوري للصفات – المشتمل على أقصى الترجيحات– هذه المشكلة جزئيًا، وذلك من خلال فحص الاحتمالات النسبية لحالات الصفة البديلة داخل إحدى الأشجار.

وبصفة عامة، تعمل أساليب "أقصى الترجيحات" في عمليات التصنيف، على أساس أن إعادة البنيات ينبغي لها أن تصل من خلال فحص مجموعة البيانات المتاحة بشأن نموذج معين من التغيير التطوري إلى الحد الأقصى للاحتمالات الممكنة (كولاشوفسكي وثورنتون **Kolaczkowski and Thornton** ٢٠٠٤)، وهناك احتياج إلى نموذج تطوري تفصيلي (والذي يبنى غالبا على أساس البيانات العملية المتاحة في أي دراسة معينة) لتحديد التقديرات النسبية لحالات الصفة عند العقد الداخلية، وقد يفترض النموذج التقليدي، مثلاً، أن: (أ) احتمال حدوث تغير تطوري عند أية نقطة بطول أحد أفرع الشجرة، يعتمد فقط على حالة الصفة في ذلك الوقت (وليس على ما قبلها من حالات)، (ب) الانتقالات التطورية عبر كل فرع مستقلة عن التغييرات في الأماكن الأخرى من الشجرة، و(ج) معدلات التغيير بين أي حالتين لإحدى الصفات (يمكن للتغييرات في الاتجاه المعاكس أن تكون متساوية أو غير متساوية) ثابتة عبر كل فروع الشجرة، وعلى ذلك فسمة أخرى من سمات أقصى الترجيحات لخرائط التصنيف التطوري للصفات هي أنه يمكن أخذ أطوال الفروع في الحسبان (وليس فقط ترتيب التفرع الكلاديسي) عند إعادة بناء حالات الصفة، ويعطي الناتج التقليدي لأقصى الترجيحات الاحتمالات النسبية (توضع غالبًا على هيئة رسوم توضيحية مستديرة) لبدائل حالات الصفة عند العقد الداخلية في الشجرة.



الشكل A2

نتائج تحليلات تصنيف الخواص التطوري للعادات الغذائية في التاريخ التطوري لـــ ١١ نوعا من طيور الفينش من جالاباجوس باستخدام أقصى الاختزالات (a)، وأقصى الترجيحات (b) (شلوتر وزملاؤه ١٩٩٧)، وتعبر المساحات داخل الرسوم البيانية المستديرة في (b) عن مستوى الدعم النسبي لمختلف حالات السلف.

وسيوضح المثل التالي (مستمد من شلوتر وزملائه ١٩٩٧) أحد مُخرجات أقصى الترجيحات، ومقارنته بمُخرج من أقصى الاختزال لمجموعة البيانات ذاتها، وتتألف مجموعة طيور الفينش **Finch** من جالاباجوس من حوالي ١٢ نوعًا من الطيور الموجودة، وتعد ناتجة عن التأقلم التطوري الشعاعي في أرخبيل جالاباجوس، ولها في مجملها ثلاث عادات غذائية محددة: آكلات الحبوب **Granivory**، وآكلات الحشرات **Insectivory**، وآكلات أوراق النبات **Folivory**، ويلخص الشكل **A2** إعادة بنيات وخرائط تصنيف الخواص لهذه العادات الغذائية، استنادًا إلى كلٍّ من أقصى الاختزال (اللوحة العلوية)، وأقصى الترجيحات (اللوحة السفلية).

أما شجرة التصنيف التطوري ذاتها فقد تم تقديرها من بيانات جينية جزيئية، وبدأ تحليل خرائط التصنيف التطوري للصفات بعادات غذائية معلومة عن ١١ نوعًا من طيور الفينش الموجودة (**A-K**).

أفرزت كلتا الوسيلتين لتحليل خرائط التصنيف التطوري للصفات في هذه الحالة، بنيات تطورية متشابهة (كما كان مأمولاً)، ولكنهما أظهرتا أيضًا فروقًا ملحوظة (شكل **A2**)؛ أولاً: على حين يصور ناتج أقصى الاختزال التاريخ التطوري لتغيير التغذية بوصفه بسيطًا ومن دون تعقيدات فإن مُخرج أقصى الترجيحات يظهر عدم يقين متأصل عند بعض العقد الداخلية، ثانيًا: على حين يظهر تحليل أقصى الاختزالات التغذية على الحشرات بصفتها الحالة السابقة، للسلف العام للأنواع الموجودة من **A-J**، فإن تحليل أقصى الترجيحات يشير إلى أن أكل الحبوب كان حالة السلف الأكثر احتمالاً لهذه الحزمة، وقد نشأت هذه المفارقة الأخيرة لأن تحليل أقصى الترجيحات يأخذ أطوال فروع الشجرة في الحسبان (على حين يغفلها تحليل أقصى الاختزال)، ولم يكن هناك وقت تطوري كافٍ للتحول في التغذية عبر فرع التصنيف التطوري المؤدي إلى طيور الفينش الأرضية.

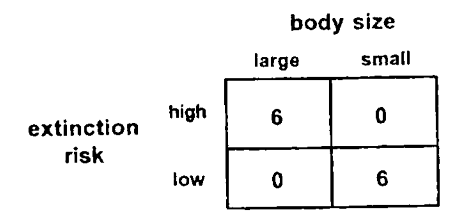
وقد استنتج شلوتر وزملاؤه ١٩٩٧، بعد فحص عديد من مثل دراسات الحالة هذه التي تضمنت تشكيلة متباينة من الأصناف ومختلف ألوان الخواص التصنيفية، أن كلاً من تحليلات أقصى الاختزال وأقصى الترجيحات يُخرجان، بصفة عامة، إعادة بنية متشابهة لخرائط التصنيف التطوري للصفات، عندما يكون تغير حالة الصفة نادر الحدوث نسبيًا في شجرة التصنيف، ولكن مُخرجات كل وسائل إعادة بنية خرائط التصنيف التطوري للصفات تصبح أقل ثقة عندما تحدث تغييرات في حالة الصفات بمعدل أعلى أثناء التطور، وفي هذه الأحوال قد يكون ضروريًا (وكافيا كذلك بالنسبة لبعض الأهداف التفسيرية) الاستنتاج فقط من تحاليل خرائط التصنيف التطوري للصفات حدوث انتقالات عديدة بين حالات الصفات من أي شجرة تصنيف معينة، وبأسلوب آخر فإن التفسير المحافظ لا يتعمق كثيرا في التفاصيل المحددة للأعداد أو المواقع التصنيفية التطورية لأنواع معينة من انتقالات حالة الصفات.

المقارنة المستقلة بين أزواج من الصفات الكمية

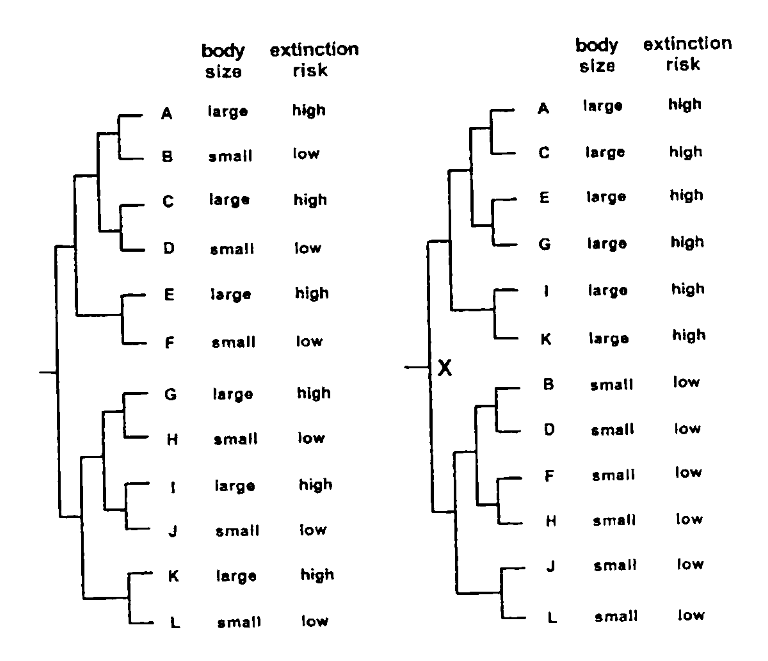
يتمثل أحد التوجهات العامة في تناول بحوث التطور المقارن في فحص مشترك لتوزيع اثنين أو أكثر من الصفات التصنيفية عبر مدى معين من الأنواع أو الأصناف العليا **Higher taxa**، ويكمن أحد الأهداف في التعرف على أنماط الروابط التي قد تشير إلى علاقات سببية، وعلى أية حال فحتى الخواص التصنيفية التي لا تمت إلى بعضها البعض وظيفيًا يمكن أن تتغير معًا (بالتوازي) عبر الأصناف المختلفة؛ استنادا ببساطة إلى ارتباطاتها التاريخية مع بعضها البعض. بناءً على ذلك يجادل كثير من البيولوجيين بأن تصنيف الخواص يجب أن يؤخذ دائما في الحسبان عند تقييم علاقات حالة الصفات في سياق مقارن، وعلى الرغم من ظهور بعض الاعتراضات على هذا الرأي السائد في بعض الأحيان (انظر

ريكليفس Ricklefs ١٩٩٦ ، وبرايس Price ١٩٩٧)، فإن الحقيقة تبقى باحتمال نشوء أخطاء فاضحة عند تفسير البيانات مع إغفال الاعتبارات التصنيفية.

هب مثلاً، حالة افتراضية يتمشى فيها حجم الجسم (ضخم أو صغير) مع احتمال الفناء (عالٍ أو منخفض) بدرجة كاملة في ١٢ نوعا (شكل A3 اللوحة العلوية)، من الممكن أن يختلف تفسير هذه العلاقة الواضحة، إلى حد بعيد، اعتمادًا على التصنيف التطوري للأنواع، فإذا كانت هذه الأنواع مرتبطة بعضها ببعض من ناحية التصنيف التطوري، كما هو مبين في الجهة اليسرى من شكل A3، فإذا تصبح علاقة الخواص ذات دلالة؛ إحصائية أو تطورية؛ ذلك لأنه في كل مقارنة من المقارنات الست والتي جرت بين خواص تصنيفية مستقلة بين الأنواع ضخمة الجسد والأنواع صغيرة الجسد، ارتبطت دائمًا ضخامة الجسد بارتفاع مخاطر الفناء، وعلى ذلك فمن المناسب تماما استنتاج أن الأنواع ذات الأجساد الضخمة يتأصل فيها الميل إلى التعرض للفناء أكثر من الأنواع ذات الأجساد الصغيرة (ربما في هذه الحالة لأن متغيرا ثالثًا مثل صغر تعداد المجموعة قد يكون مرتبطًا بيولوجيًا مع كل من ارتفاع التعرض للفناء وضخامة الجسد)، وعلى صعيد آخر إذا كانت هذه الأنواع متعلقة ببعضها البعض من ناحية تصنيف الخواص التطوري كما هو مبين في الجهة اليمنى من شكل A3، فتصبح علاقات الخاصية غير ذات دلالة إحصائيًا (بعد التعديل اللازم لتصنيف الخواص تطوريًا)؛ وذلك لاحتمال وجود حدث تطوري واحد فقط (عند النقطة X) نتج عنه هذا الارتباط الكامل بين ضخامة الجسم والتعرض لخطر الفناء في الأنواع الموجودة، فإذا كان هذا هو الحال فيكون من السابق لأوانه استنتاج أن الأنواع ذات الجسم الضخم بالأصالة أكثر عرضة للفناء عن الأنواع ذات الجسم الصغير (مع استثناء أن الأمر كذلك بسبب مبررات سليمة من تصنيف الخواص التطوري).



		body size	
		large	small
extinction risk	high	6	0
	low	0	6

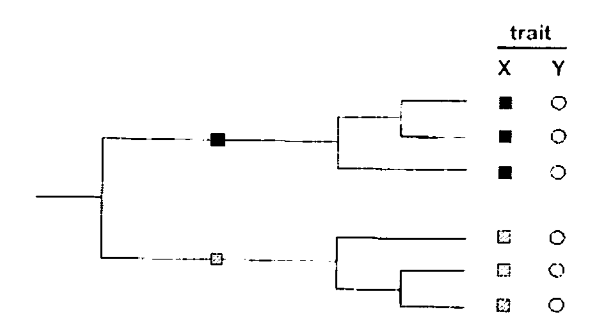


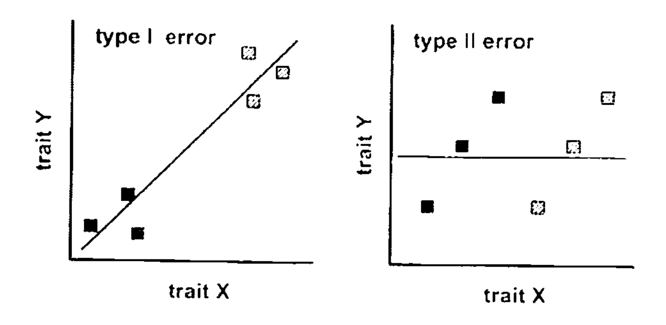
الشكل A3

شكل توضيحي عن كيفية تأثير التاريخ التطوري علـــى الاســـتنتاجات بـــشأن علاقات حالات الخواص (بعد فيشر وأوينـــز Fisher and Owens ٢٠٠٤). يلاحظ في كلا الرسمين التوضيحيين وجود علاقة كاملة بـــين حجـــم الجـــسم. واحتمال التعرض للفناء، في الـــ ١٢ نوعًا الموجـــودة (A-L)، ولكـــن تعتمـــد التفسيرات الإحصائية والبيولوجية لهذه البيانات- إلى حد كبير- علـــى نوعيـــة علاقة التصنيف التطوري بين هذه الأنواع (انظر النص).

ويوضح الشكل **A4** أسلوبا آخر لتناول هذه المشكلة المحتملة الكامنة في التأسيس التاريخي لعدم الاستقلالية بين أزواج من الخواص في مجموعة بيانات كمية. افترض أنه تم قياس كلٍّ من الصفات الكمية **X** و **Y** في كل نوع على حدة من أنواع ستة موجودة، معروف تصنيفها التطوري بكل تأكيد (الرسم العلوي في شكل **A4**)، وعلى سبيل المثال قد تكون الصفة **X** ممثلة مرة أخرى لحجم الجسم، وقد تكون الصفة **Y** ممثلة للتعرض لخطورة الفناء، أو قد يكون كل من **X**، **Y** سمات أخرى من تتوفر لديهما القيم العددية لكل من الأنواع المعنية.

والفرضية القاعدية **Null hypothesis** الخاضعة للاختبار هي أن هذه الصفات لا تتغير تطوريًّا بالتلازم **Co-vary** عبر هذه الأنواع، وإذا نُظر إلى كل الأنواع الستة بوصفها تمنح نقطًا بيانية مستقلة إحصائيًّا في رسم بياني ذى محورين ممثلين للصفتين **X**، و**Y**، إذًا، ومن ناحية المبدأ، فبإمكان أي باحث غير محنك بأمور تصنيف الصفات تطوريًّا أن ينقاد إلى خطأ جسيم في واحد من اتجاهين؛ اعتمادًا على قيم الصفة المعينة الواقعة قيد الملاحظة، فمن ناحية (الرسم السفلي على اليسار في الشكل **A4**) يمكن لهذا الباحث أن ينبذ- مخطئًا- الفرضية القاعدية، في الوقت الذي تكون فيه حقيقية، ومن ناحية أخرى (الرسم السفلي الأيمن في الشكل **A4**)، يمكنه (يمكنها) الوقوع في خطأ قبول الفرضية القاعدية في الوقت الذي تكون فيه خاطئة، بناءً على ذلك يمكن تصور الوقوع في هذه الأخطاء الإحصائية من كل من النوعين؛ ١ (رفض نموذج قاعدي صحيح)، والنوع ٢ (قبول نموذج قاعدي خطأ)، إذا لم تدمج التصويبات التصنيفية التطورية بالشكل السليم في التحليل.



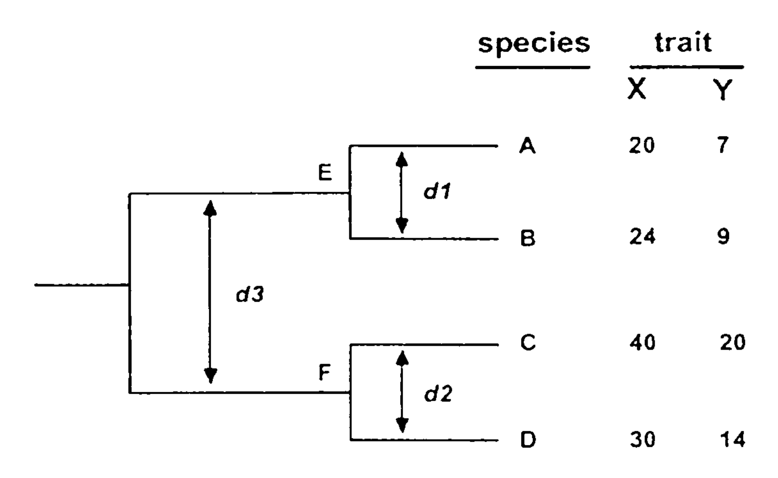


الشكل A4

الجزء العلوي: العلاقات التصنيفية التطورية ضمن ستة أنواع موجودة، ممن ستجري بينهم مقارنة القياسات الكمية للصنفين X، Y ومن أجل التبسيط جرت التفرقة فقط بين الكميات المنخفضة في مقابل الكميات المرتفعة للصفة X (المعبر عنها بمربعات سوداء، وأخرى مخططة على التوالي) وفي الجزء السفلي: تسجيل ثنائي المحاور لقيم افتراضية للصنفين X ، Y عبر هذه الأنواع الستة. يلاحظ في الرسم البياني الأيسر السفلي وجود علاقة قوية بين قيم صفة الأنواع لكل من X ، Y. ويمكن أن يكون ذلك زائفا بيولوجيًا؛ نظرًا للقيود الفايلوجينية التي تفرضها حالات السلف (كما هو موضح في التصنيف التطوري أعلاه)، وفي الرسم البياني الأيمن السفلي لا توجد علاقة عامة بين قيم الصفات X ، Y، ولكن ذلك أيضا يمكن أن يكون مضللاً؛ لاحتمال وجود علاقات بيولوجية جادة بين مجموعات فرعية من التصنيف التطوري، انظر النص من أجل مزيد من الإيضاح. هذا الرسم معدل، بعد الموافقة، من رسوم ريتش جرينير (استنادًا إلى إحدى المعالجات بمعرفة هارفي وباجل ١٩٩١).

وتعد وسيلة المقارنة المستقلة (فلسنشتاين Felsenstein ١٩٨٥، وجارلانـــد وزملاؤه .Garland et al ١٩٩٢) واحدة من بين توجهات كثيرة يمكن من خلالها تصحيح تحليلات تصنيف الخواص التطوري إحصائيًا بالنسبة إلى عدم اســـتقلالية الصفات التطورية التصنيفية من النمط الموضح فـــي الـــشكلين A3، A4 (هـــارفي وزملاؤه .Harvey et al ١٩٩٦، ومــــارتنز Martins ١٩٩٦)، ويعــد برنـــامج بـــورفيس ورامبـــاوت Purvis and Rambaut ١٩٩٥) CAIC (Comparative Analysis by Independent Contrasts) أحد هذه البرامج المعدة لتطبيـــق هــــذه التحليلات، والفكرة الأساسية الموضحة في المؤطر A3 هي تحاشي المقارنات التي تتضمن فروعا متداخلة (زوائد تاريخية) في أشجار التصنيف التطوري للأنواع قيد الفحص، ومع مراعاة القواعد الصارمة، وبعد التضمين الإحـــصائي لمثـــل هـــذه التأريخات غير المستقلة بين مختلف خطوط النسل، يصبح من الملائم بعدها النظر بعين الاعتبار إلى الأسباب البيولوجية المحتملة التي يمكن ملاحظتها لأي علاقـــات تطورية بين السمات.

مضاهاة الصفة بمقارنات مستقلة:

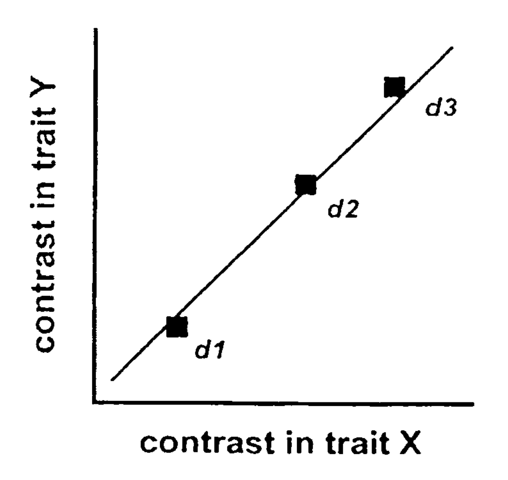


انظر إلى التصنيف التطوري المبين أعلاه وافترض أنه قد تم قياس الصنفين (X و Y) في كل من الأنواع الموجودة (A-D)؛ ومن أجل إجراء التصويب اللازم لعدم الاستقلال الفايلوجيني لقيم الصفة بين هذه الأنواع، فيجري أولاً تحديد "المقارنات المستقلة". وهناك ثلاث من مثل هذه المقارنات الفايلوجينية لكل من الأنواع الأربعة المبينة. d1 (الفرق بين قيم الصفة في الأنواع الشقيقة A، و B)؛ وتمثل d2 (الفرق بين قيم الصفة في النوعين الشقيقين C، و D ؛ وd3 (الفرق بين قيم الصفة عند العقد الداخلية E، و F وعلى سبيل المثال، فإن كلاً من d1 وd2 للصفة X هي ٤، و١٠ على التوالى، ولحساب d3، لا بد أولاً من استخلاص قيم الصفة عند العقد الداخلية E، وF ، ويمكن حساب ذلك كمتوسط قيم الصفة في الحزم التي تمثلها، بحيث تكون القيم المستخلصة للصفة X في E ، وF هي ٢٢، و٣٥ على التوالي. بناء على ذلك تكون d3 للصفة X تساوي ١٣، وينطبق المنطق ذاته لحساب d1، وd2 ، وd3 للصفة Y، ويتمثل الناتج العام في جدول للمقارنات المستقلة للصفتين X و Y (الجدول التالي).

	X	Y
d1	4	2
d2	10	6
d3	13	9

ثم ترسم المقارنات المستقلة على هيئة رسم بياني ذى محورين (مبـــين فـــي التالي) يمكنه إظهار وجود علاقات تطورية ذات دلالات من عدمه.

(بعد وضع الفايلوجيني في الحسبان) بين الصفتين X، وY



(هذه الأرقام معدلة من رسوم ريتش جرينير **Rich Grenyer** (اعتمادا على معالجة هارفي وباجل **Harvey and Pagel** ١٩٩١)

مسرد

بطن: منطقة من الجسم بين الحجاب الحاجز والحوضك، وهو جزء الجسم الخلفي في المفصليات. Abdomen

تكيف. (تأقلم): أي صفة (مورفولوجية، أو فسيولوجية، أو سلوكية)، تساعد الكائن على الحياة والتكاثر في بيئة معينة. Adaptation

تأقلم شعاعي: الازدهار التطوري السريع لأنواع ذات قرابة من بعضها البعض، مع انتشارها لتحتل بيئات متباينة. Adaptive radiation

طحلب: أي من مجموعة الكائنات التي تستخدم عملية التخليق الضوئي، وتفتقر إلى جهاز دوري، وتختلف عن النباتات المتقدمة من نواح كثيرة، بما في ذلك افتقارها إلى أعضاء جنسية متعددة الخلايا. Alga

أليل: أي من الأشكال البديلة المحتملة لأحد الجينات، ويحمل الفرد ثنائي الكروموسومات اثنين من الأليلات على كل جين غير جنسي، وممكن أن تكون متماثلة الحالة (ويصبح الفرد في هذه الحالة "هوموزايجوس" أي متماثل الجينات)، أو تكون حالاتها مختلفة (متخالف الجينات)، وتحمل مجموعة من الأفراد Allele

	مزدوجة الكروموسومات، اثنين من الألـــيلات على كل جين غير جنسي، وقد يختلف كثيـــر منها في تفاصيل تسلسل النيوكليوتيدات.
Allen's rule	**قاعدة ألين:** قاعدة عامة، أن الحيوانات التـــي لها القدرة على ضبط درجة حرارة الجسم ذاتيًّا تميل إلى امتلاك زوائد قصيرة في المناخـــات الباردة.
Alloparental care	رعاية صغار من غير الأبناء المباشرين.
Allopatric	المعيشة في مناطق جغرافية مختلفة.
Altruism	**إيثار:** سلوك غير أناني لمنفعة الآخرين.
Amino acid	**حمض أميني:** أحد الوحدات الجزيئية التحتيـــة التي تكون بوليبيتيد عند ارتباطها معًا،
Anagenesis	تغير جيني مع الزمن في خط تطوري واحد.
Analogous characters	**صفات متناظرة:** صفات لها وظـــائف مماثلـــة ولكن تختلف في أصولها التطورية.
Anther	**المئبر**، جزء من العضو الذكري (السداة) فـــي الزهور يحمل حبوب اللقاح
Anthropoid	**شبيه الإنسان:** أو ينتمي إلى أشباه الإنسان من القردة العليـــا؛ مثـــل الشمبانزي والغوريـــلا، أو بصفة عامة، كل الحيوانات الرئيسة.
Anti-tropical	**اللامداري:** المناطق في خطوط العرض العليا في كل من نصف الكرة الشمالي والجنـــوبي، وليس بينهما.
Apomorphy	حالة مستحدثة أو متطـــورة حـــديثًا (أي ليـــست موجودة لدى السلف المشترك للجنس قيد الدراسة).
Aposematic coloration	انظر **warning coloration**

Area cladogram	**كلا دوجرام المنطقة:** رسم توضيحي متفرع يلخص العلاقات التاريخية لمناطق جغرافية معينة.
Asexual reproduction	**تكاثر لا جنسي:** أي شكل من أشكال التكاثر، لا يتوافر فيه اندماج خلايا جنسية (جاميتات).
Autapomorphy	حالة مستحدثة لصفة يتفرد بوجودها جنس أحيائي واحد.
Autosome	كروموسوم في النواة غير الكروموسومات الجنسية، وهو مزدوج في الكائنات مزدوجة نسيج الكروموسومات.
Bacterium (pl. bacteria)	**خلية بكتيرية (وجمعها بكتيريا):** كائن وحيد الخلية بلا نواة خلوية حقيقية.
Behavior	**سلوك:** أي فعل أو رد فعل لكائن يمكن ملاحظته.
Bergmann's rule	**قاعدة برجمان:** قاعدة عامة، أن الحيوانات ذات القدرة على ضبط درجة حرارة الجسد ذاتيًا تميل إلى امتلاك أجسام أضخم (نسب أصغر لمساحة سطح الجسم: الحجم) في المناخات الباردة.
Bilateral symmetry	**تناسق الجانبين:** يمكن تقسيم الكائنات طوليًا إلى قسمين يمثلان صورًا طبق الأصل من بعضها البعض.

Biodiversity	**التنوع البيولوجي**: التغاير الجيني في الحياة، على أي من مستويات التنظيم البيولوجي أو كلها.
Biological species	انظر: أنواع Species .
Biotype	**نمط حيوي**: نموذج بيولوجي معروف، ويتعلق عادة بالأصناف لا جنسية التكاثر، أو المتكاثرة عذريًا، والتي لا ينطبق عليها مصطلح "نوع" بشكل مناسب.
Branch	**فرع**: امتداد خط النسب بين السلف والسلالة بين العقد في شجرة التطور.
Broadcast spawning	بث الأمشاج (الجاميتات) أو اليرقات في المياه المفتوحة خلال عملية الإنجاب.
Brood	**الحضنة** **(اسم)**: مجموعة من البيض أو الفقس لأبوين، **(الفعل)** رعاية مثل هذه المجموعة.
Brood parasitism	**تطفل الحضنة**: استخدام آباء آخرين لتنمية الصغار، وقد يكون المحتضن من النوع نفسه (تطفل حضني ضمني)، أو من أنواع مختلفة (تطفن حضني بيني).
Brood pouch	**جراب (حقيبة) الحضنة**: جراب (كيس) تشريحي أو حقيبة بيولوجية لسكنى الذرية النامية.
Carnivorous	آكلة اللحوم.
Cell	**خلية**: وحدة أحيائية صغيرة محددة بغشاء وقادرة على التكاثر الذاتي.

Character state	**حالة الصفة**: حالة إحدى السمات التصنيفية، مميزة بوضوح عن غيرها من أنماط مشابهة.
Chloroplast	**كلوروبلاست** (**بلاستيدات خضراء**): جسيم في سايتوبلازم خلايا النبات، ويحتوي على الدنا الخاص به (cpDNA) وهو موقع التخليق (التمثيل) الضوئي.
Chromosome	**كروموسوم**: بنية خيطية داخل الخلية وتحمل الجينات.
Clade	**حزمة** (**كليد**): مجموعة من الأنواع الحية (أو أفراد في بعض الأحيان)، تشترك في سلف مشترك قريب، أوثق من أي مجموعة أخرى. أي: مجموعة أحادية التصنيف الطوري.
Cladistics	**كلاديسيات**: أسلوب ترتيب الكائنات في حزم ذات أصل مشترك، تمثل كل حزمة أحد أفرع شجرة الحياة. (انظر Hennigian cladistics)
Cladogenesis	انقسام أو تفرع خطوط تطورية، وعادة يساوي "الانتواع" أو التميز.
Cladogram	رسم تخطيطي يظهر التفرع الطبولوجي (ولكن ليس بالضرورة أطوال الفروع) في شجرة التطور.
Classification	**تصنيف**: عملية تأسيس، وتعريف، وتصنيف الأصناف البيولوجية داخل مجموعات هرمية، أو قد يكون نتيجة العملية ذاتها.
Class, taxonomic	**طبقة**: الدرجة التصنيفية الهرمية بين الشعبة والرتبة في نظام التصنيف التقليدي.

Clone	**نسخ/ استنساخ (الاسم):** مجموعة من خلايا أو كائنات متطابقة جينيًا، وينحدر كل منها من خلية واحدة أو محتد واحد، و(**الفعل**): إنتاج خلايا أو كائنات متطابقة وراثيًا.
Clutch	انظر: الحضنة.
Coalescent theory	**نظرية التجميع:** مجمل الفكر الرياضي بشأن تعقب الأليلات في أحد التجمعات، من خلال النسب، إلى حالات السلف في الماضي.
Co-evolution	**التطور المشترك:** التطور المشترك لاثنين أو أكثر من الأنواع المتفاعلة إيكولوجيًا.
Congeneric	**مجانس:** المنتمون إلى جنس واحد.
Conservation biology	**الحفاظ على الكائنات:** الممارسة النظرية والعملية لحماية التنوع البيولوجي.
Conspecific	الانتماء إلى النوع نفسه (مناوع).
Continental drift	**انجراف القارات:** حركة القارات عبر سطح الأرض على مر الزمن الجيولوجي.
Convergent evolution	**تطور تقاربي:** تطور مستقل متشابه من ناحية السمات الهيكلية أو الوظيفية أو غيرها، من أنواع بعيدة الصلة أو غير ذات صلة.
Countercurrent heat exchanger	**تيار حراري تبادلي معاكس:** نظام تبادل حراري، يتكون عادة من شرايين وأوردة وثيقة القرب من بعضهما البعض في منطقة معينة من الجسم، ويساعد على الحفاظ على حرارة الجسم المولدة داخليًا.

أنواع خفية: أنواع معزولة تناسليًا، وتشبه بعضها البعض بشكل وثيق، ومن ثم لا تزال غير معروفة في بعض الأحيان.	**Cryptic species**
ديوث: الذى لا يغار على أهله ولا يخجل (أو: القوّاد على أهله).	**Cuckold**
الفعل الذي يؤدي بصاحبه ليصبح ديوثًا	**Cuckoldry**
السايتوبلازم: جزء الخلية الواقع خارج النواة.	**Cytoplasm**
جينوم السايتوبلازم: الجينوم المستقر داخل سايتوبلازم خلية حقيقية النواة.	**Cytoplasmic genome**
غرس متأخر: ظاهرة يتوقف فيها نمو مجموعة خلايا ما بعد الزيجوت (بعد إخصاب البويضة) في أنثى حامل، ويتوقف الغرس في جدار الرحم لفترة طويلة قبل استئناف الغرس وتطور الجنين.	**Delayed implantation**
دنا: الحمض النووي الريبي منقوص الأكسجين، والمادة الوراثية لأكثر أشكال الحياة، وهو جزيء يتكون من شريط مزدوج من سلاسل النيوكليوتيدات.	**Deoxyribonucleic acid (DNA)**
وجود زوج من كل نوع من الكروموسومات (ضعفاني): وهي حالة معتادة لخلايا الجسد التي يوجد بكل منها نسختان من كل كروموسوم.	**Diploid**
الانتشار (التشتت) المكاني: لحركة أي فرد، وعادة ما يكون بعيدًا عن موقع ولادته أو موقع تربيته السابق.	**Dispersal**

DNA-DNA hybridization — **تهجين دنا- دنا:** شريحة من الإجراءات المعملية تقيس درجة انجذاب مقاطع أحادية الشرائط من النيوكليوتيدات المتعددة، وارتباطها بمقاطع مثلها ومكملة لها.

DNA repair — **إصلاح الدنا:** إصلاح التلف في الحمض النووي، وهي عملية تتم بشكل طبيعي في الخلايا عن طريق أنظمة أنزيمية خاصة.

DNA sequencing — **تجديد تسلسل الدنا:** أي إجراء معملي يتم به تحديد تسلسل النيوكليوتيدات في حمض نووي.

Dollo's law — **قانون "دولو":** فكرة عدم إمكان استعادة أحد التأقلمات المعقدة أبدًا، بالصورة نفسها بعد فقدانها.

Domain, taxonomic — **المجال التصنيفي:** رتبة أعلى هرميًا من المملكة في نظام التصنيف.

Dominant allele — **أليل سائد:** شكل من أشكال أحد الجينات الذي يحجب التعبير عن المظهر الذي يمثله نظيره المتنحي.

Echolocation — **تحديد الموقع بالصدى:** استخدام موجات صوتية عالية التردد؛ لإدراك الأشياء المادية في البيئة.

Ecogeographic rule — **القاعدة الإيكولوجية الجغرافية:** الميل إلى ظهور تكيفات خاصة في بيئات إيكولوجية أو جغرافية معينة؛ انظر أيضًا: قاعدة "آلن" القاعدة، وقاعدة برجمان، وقاعدة جلوجر.

Ecology	**الإيكولوجيا:** دراسة العلاقات المتبادلة بين الكائنات الحية وبيئاتها.
Ecomorph	**إيكومورف:** نمط مورفولوجي ظاهر داخل أحد الأنواع، وعادة ما يرتبط مع منظومة إيكولوجية معينة.
Ecosystem	**النظام الإيكولوجي:** مجموعة من الكائنات متفاعلة إيكولوجيًا مع بيئتها.
Ectothermic	**الدم البارد:** تحديد درجة حرارة الجسم بناءً على درجة حرارة البيئة في المقام الأول.
Egg	**بيضة:** مشيج أنثوي.
Egg dumping See brood parasitism	**التخلص من البيض:** انظر تطفل الحضنة.
Embryo	**جنين:** هو كائن في مرحلة النمو، ما بين الإخصاب والولادة أو الفقس.
Embryonic diapause	فترة إيقاف مؤقت لنمو الجنين (بيات جنيني)
Endangered species	**أنواع مهددة بالانقراض:** الأنواع المعرضة للخطر الفوري للانقراض.
Endemic	**متوطن:** قاطن أصلي، ومقصور على منطقة جغرافية معينة.
Endosymbiotic theory	**نظرية التطاعم الداخلي:** حدوث اندماج للميكروبات ذات الأنوية البدائية في وقت مبكر من تاريخ الحياة على الأرض؛ لينتج في النهاية خلايا حقيقية النواة، ولها جينومات نووية وسايتوبلازمية واضحة.

Endothermic	**توليد حرارة الجسم داخليًا**: (ذوات الدم الحار)، الحفاظ على درجة حرارة الجسم باستقلال عن درجة حرارة للبيئة إلى حد كبير.
Enzyme	**إنزيم**: بروتين يحفز على حدوث تفاعل كيميائي محدد.
Epidemiology	**علم الأوبئة**: دراسة تفشي الأمراض، بما في ذلك محاولة تتبع الأسباب المحتملة.
Ethology	دراسة سلوك الحيوان علميًا.
Ethotype	نموذج سلوكي في الأنواع.
Eukaryote	أي كائن حقيقي النواة، وتحتوى فيه الكروموسومات داخل غشاء.
Eusociality	**تواحد اجتماعي**: نظام الرعاية الاجتماعية، يتميز بالتعاون لرعاية الصغار، والاهتمام بالصحة الإنجابية، وتقسيم العمل، وتعمل فيه الأفراد غير المنجبة لصالح المنجبة داخل المستعمرة.
Evolution	**تطور**: أي تغيير في التركيب الجيني عبر الزمن لمجموعة أو أنواع.
Evolutionary plasticity	**لدونة تطورية**: أو متعلقة بسمات عضوية، يمكنها أن تتغير بسرعة أو بحرية خلال العملية التطورية.
Evolutionary tree	**شجرة التطور**: انظر phylogeny.
Exon	**إكسون**: قطعة للترميز من الجينات؛ انظر أيضًا: إنترون.

Exoskeleton	**هيكل خارجي:** يغطي أو يضم الكائن من الخارج، وهو صلب عادة.
Exotic	**غريب:** غير أصلي في منطقة جغرافية ما.
Extinction	**انقراض (اندثار):** الاختفاء الدائم لمجموعة أو أحد الأنواع.
Family	**عائلة أو أسرة:** درجة في التصنيف الهرمي، بين الرتبة والجنس في نظام التصنيف التقليدي.
Fecundity	الخصوبة والقدرة الإنجابية المحتملة للفرد، وتقاس عادة بعدد الأمشاج المنتجة.
Fermentation	تخمير لا هوائي تتحكم فيه الإنزيمات لتفتيت المواد العضوية.
Fertilization	**إخصاب:** الاتحاد بين اثنين من الأمشاج لإنتاج الزيجوت.
Fitness (genetic)	**اللياقة (الجينية):** مساهمة فرد (أو نمط جيني معين) للجيل التالي، مقارنًا بنسبة مساهمات الأفراد الآخرين (أو الأنماط الجينية) في المجموعة.
Foregut	**الكرش (المعي الأمامي):** جزء أمامي من الجهاز الهضمي.
Forensics (genetic)	**الطب الشرعي (الجيني):** المتصل بالتعرف على المواد البيولوجية غير المعروفة، استنادًا إلى تحليل البروتينات أو الدنا.
Fossil	**أحفورة (مستحاثة):** أي بقايا أو أثر للحياة في الماضي.

Foster parentage	تربية أبوين لصغار ليست من ذريتهما البيولوجية.
Founder effect	**تأثير المؤسس:** العواقب الوراثية التابعة لتأسيس مجموعة جديدة، من قبل عدد قليل من أفراد المستعمرة.
Frequency-dependent selection	**انتقاء مبني على أساس معدل تكرار الحدوث:** نوع مختلف من الانتقاء الطبيعي، يعتمد على معدل تكرار أنماط وراثية أو مظهرية ضمن المجموعة، وعلى سبيل المثال قد يميل الانتقاء الطبيعي إلى تفضيل غير متكافئ لصفات معينة ولكنها نادرة، ويمكن في هذه الحالة الحفاظ على توازن تعدد الأشكال في المجموعة.
Fungus (pl. fungi)	**فطريات (الجمع فطريات):** أي من مجموعات الكائنات حقيقية النواة التي تفتقر إلى جهاز دورة دموية، كما تفتقر إلى نظام التمثيل الضوئي، وتضم أشكالاً متنوعة؛ مثل العفن، والخمائر، والصدأ، وعيش الغراب.
Gamete	**مشيج:** خلية تناسلية ناضجة (بويضة أو حيوان منوي).
Gene	**جين:** الوحدة الأساسية للوراثة، ويعني عادة سلسلة من النيوكليوتيدات التي تحدد إنتاج أحد الببتيدات المركبة أو غير ذلك من منتجات وظيفية، ويمكن أيضا إطلاق التسمية على مقاطع من الحمض النووي غير معروفة، أو غير محددة.

Genealogy	سجل الانتساب إلى أصل الأجداد من خــلال النسب.
Gene flow	تدفق الجينات مكانيًّـا، وعــادة داخــل أحــد الأنواع.
Gene pool	**حوض الجينات:** إجمالي جميع المواد الوراثية في مجموعة أو أنواع.
Genetic drift	**انحراف (انجراف) جيني:** أي تغير في تــواتر الأليلات، يحدث من جيل إلــى جيــل، فــي مجموعة من خلال انتقاء الأمشاج بالصدفة.
Genetic engineering	**الهندسة الوراثية:** تغيير مقصود يفعله البــشر للمادة الوراثية.
Genetic markers	**دلالات الدنا:** علامات مميزة للدنا الطبيعي (أو ال رنا)، وموجودة في جميع أشكال الحياة.
Gene tree	**شجرة الجينات:** رسم بياني لعلاقات التصنيف التطوري في الأليلات عند أي موقع محــدد. انظر أيضًا: شجرة الأنواع.
Genome	**الجينوم:** البنية الجينية الكاملة للكائن، ويمكــن أيضا إطلاق المصطلح على أي قطعة مركبــة معينة من الحمــض النــووي؛ مثــل جينــوم المايتوكوندريا.
Genomics	**الجينوميات (جينومكس):** علم دراسة الجينوم-
Genotype	البنية الجينية للفرد فيما يتعلق بجين واحــد أو مجموعة من الجينات.

Genus	**جنس (تصنيفي)**: درجة في الترتيب الهرمي، وتقع بين العائلة والأنواع في نظام التصنيف التقليدي.
Germ cell	خلية تكاثرية أو مشيج.
Gloger's rule	**قاعدة "جلوجر"**: قاعدة عامة بأن الحيوانات تميل إلى أن تصطبغ بشكل أكثر قتامة في المناطق الجغرافية ذات نسبة رطوبة مرتفعة.
Gondwanaland	**جندوانالاند**: الكتلة الأرضية العملاقة في نصف الكرة الجنوبي، منذ أكثر من ١٥٠ مليون سنة مضت، قبل انفصال كل من أفريقيا، وأمريكا الجنوبية، والهند، وأستراليا، والقارة القطبية الجنوبية، من خلال الانجراف القاري.
Haploid	ذو منظومة كروموسومات غير مزدوجة، وهي الحالة الطبيعية للخلية التكاثرية (المشيجية).
Hennigian cladistics	**الكلاديسيات الهينيجية**: دراسة علاقات تفرع شجرة الأنساب.
Herbivorous	**الحيوانات العاشبة**: أي آكلة النباتات.
Heredity	**الوراثة**: وراثة الجينات؛ أي ظاهرة انتقال عائلي للمادة الوراثية من جيل إلى جيل.

خنثـــى: حالة ينتج فيها الفرد أمشاجا ذكوريـــة وأنثوية. فإذا حدث ذلك فـــي مرحلـــة الحيـــاة نفسها، وفي الوقت ذاته، فيوصف الفرد بأنـــه "خنثى متزامن". أما إذا تم إنتاجها تباعًا خلال مدة حياة الكائن، فيوصف الفرد بأنه إما خنثى مبكـــر الـــذكورة (الأمشاج الذكورية أولاً)، وإما خنثى مبكـــرة الأنوثة (الأمشاج الأنثوية أولاً).	**Hermaphrodite**
تفاوت التوقيت التطوري: تغير تطوري فـــي بداية حدوث عملية تنموية في الأفراد، أو فـــي بعض السمات الأخرى.	**Heterochrony**
جنس متغاير الأمشاج: الجـــنس الـــذي ينـــتج أمشاجا تحتوي على كروموسومات متباينة.	**Heterogametic sex**
الإسبات: الفعل أو حالة الـــسبات أو الراحـــة خلال فصل الشتاء.	**Hibernation**
ثبات درجة حرارة الجسم (ذوات الدم الحار)؛ انظر: **Endothermic** .	**Homeothermic**
جين له تأثير كبير على عديد من عمليات نمو السمات في أثناء نمو الفرد.	**Homeotic gene**
الجنس المثلي: الذي ينتج أمـــشاجا تتـــضمن كروموسومات جنسية متماثلة.	**Homogametic sex**
تشابه السمات (المورفولوجيـــة، والجزيئيـــة.. إلخ) بسبب الميراث من سلف مشترك.	**Homology**

Homoplasy	تشابه الأشكال الظاهرية أو الأعضاء التي لا يرجع أصلها إلى سلف مشترك (وذلك نتيجة لعمليات أخرى مثل التطور التقاربي أو انتكاسات لحالات الصفة).
Horizontal gene transfer	انتقال الجينات الأفقي وحركة المادة الوراثية بين الكائنات الحية، من خلال وسائل أخرى غير الانتقال الرأسي من الآباء إلى الأبناء.
Hormone	**هرمون:** مادة كيميائية تفرزها الغدد الصماء بشكل طبيعي، وتحدث أثرها في هيئة استجابة فسيولوجية معينة في أحد الأنسجة المستهدفة البعيدة.
Hybridization	**تهجين:** التزاوج الناجح بين أفراد ينتمون إلى مجموعات أو أنواع مختلفة وراثيًا.
Ice Ages	**العصور الجليدية:** أزمنة تبريد المناخ، وتشكيل الكتل الجليدية القارية الشاسعة، في خطوط العرض العالية، كما حدث مرارًا خلال حقبة العصر البلايستوسيني.
Implantation	غرس الجنين في جدار الرحم.
Inclusive fitness	**لياقة شاملة:** لياقة الفرد الجينية الخاصة، وكذا أثرها على اللياقة الجينية للأقارب.
Ingroup taxa	**أصناف داخلية:** الأنواع قيد الاهتمام والدراسة لتصنيفها تطوريًا.
Introgression	حركة تنقل الجينات بين الأنواع عن طريق التهجين البيني المتكرر.

إنترون: جزء لا علاقة له بالترميز في الجينات الهيكلية، وتتكون معظم الجينات المشفرة لبروتينات الترميز في الكائنات حقيقية النواة من سلاسل متناوبة من الإنترونات والإكسونات.	**Intron**
حيوانات لا فقارية: ليس لها العمود فقري.	**Invertebrate**
جين قافز: انظر: العنصر الجيني القافز Transposable.	**Jumping gene**
الدنا المهمل: مصطلح يستخدم عادة لوصف تسلسلات الدنا غير المرغوب فيها، التي لا تسهم بنشاط في الوظائف الخلوية؛ مثل تحديد بروتين وظيفي أو المنتج لرنا؛ انظر أيضًا الحمض النووي الأناني.	**Junk DNA**
ابتكار تطوري مفتاحي: سمة رئيسية حديثة التطور، تؤهل سلالة جينية للتكيف الشعاعي.	**Key evolutionary innovation**
مملكة (تصنيفية): درجة في النظام الهرمي، أعلى الأسرة في نظام التصنيف التقليدي.	**Kingdom, taxonomic**
اختيار القربى: أحد نماذج الانتقاء الطبيعي؛ بسبب تفضيل بعض الأفراد التكاثر من الأقارب الوراثيين (بخلاف ذريتهم الخاصة).	**Kin selection**
يرقة (جمع: يرقات): الشكل المتميز قبل البلوغ الذي تخرج فيه بعض الحيوانات من البيضة.	**Larva (pl.larvae)**
تغذية على المحّ: أحد أنماط النمو، تتغذى فيه الأجنة على صفار البيض؛ انظر: أيضًا Matrotrophy.	**Lecithotrophy**

Lichen	**حزاز:** اندماج يتضمن علاقة تكافلية بين طحلب وفطر.
Life cycle	**دورة الحياة:** تسلسل الأحداث من المشيج حتى الموت بالنسبة للفرد؛ أي جيل واحد.
Live-bearing: Viviparity.	**حمل الحيوانات الصغيرة:** انظر: **Viviparous.**
Locus	**موضع (موقع):** منطقة محددة من تسلسل الدنا في الجينات.
Macroevolution	**التطور على المستوى الكبير:** التمايز الوراثي عبر الزمن بين الأنواع والأصناف العليا.
Magnetotaxis	**الاستشعار المغناطيسي:** قدرة الكائن على الإحساس بالأمور وضبطها في مجال مغناطيسي.
Marsupium	جراب (حقيبة) الحضنة.
Mating system	**نظام التزاوج:** النمط المعين الذي يلتقي به الذكور والإناث أو الأمشاج، أثناء عملية الإنجاب؛ انظر أيضا: الزواج الأحادي، وتعدد الأزواج، وتعدد الزوجات، والزواج الجماعي. **Monogamy, Polyandry, Polygamy, Polygynandry, and Polygyny.**
Matriline	مسار الانتقال الوراثي من خلال الإناث (كما حدث، على سبيل المثال، من خلال دنا المايتوكوندريا في الحيوان).
Matrotrophy	**تغذية أمومية:** نمط النمو في الأجنة التي تتلقى المواد الغذائية مباشرة من أمهاتها؛ انظر: أيضا **lecithotrophy.**

Maximum parsimony	**أقصى الاختزال**: انظر أيضًا: Parsimony.
Meiosis	**عملية الانقسام الخلـوي الاختزالـي**: حيـث تنقسم الخلية مزدوجة الكروموسومات؛ لتنـتج أمشاجًا فردية الكروموسومات.
Melanistic	المصطبغة بشدة بصبغة الميلانين.
Mesozoic Era	**العصر الوسيط (الميزوزوي)**: الحقبة الزمنيـة الجيولوجية منذ حـوالي ٢٥٠ مليـون سـنة مضت، وحتـى حـوالي ٦٥ مليـون سـنة، وهو"عصر الديناصورات".
Metabolism	**الأيض (التمثيـل الغـذائي)**: مجمـوع كـل العمليات الفيزيائية والكيميائية التي تنتج المادة الحية وتحافظ عليها، والتـي تـوفر الطاقـة الخلوية.
Metazoan	**ميتازون**: حيوان متعدد الخلايا.
Microbe	**ميكروب**: كـائن صـغير جـدًا لا يـرى إلا بالمجهر.
Microevolution	**التطور على نطاق ضئيل**: تغييـرات وراثيـة عبر الزمن في أحد الأنواع.
Migration	**الهجرة**: حركة موسمية دورية، تتم عادة مـن وإلى منطقة جغرافية معينة، وغالبًا ما تتخـذ مسارا محددًا.
Mimicry	**محاكاة (تمويـه)**: تطور تشابه شديد بـين أي نوعين لا يمتان لبعضهما البعض بصلة؛ مـن أجل خداع نوع ثالث.

مايتوكوندريون (متقـــدرة): أحد الجسيمات في سايتوبلازم الخلايا الحيوانية والنباتية، وتحتوي على الدنا الخاص بها، وتجري فيهـــا بعـــض المسارات الأيضية الأولية المشاركة في إنتاج الطاقة الخلوية. — Mitochondrion

جين قافز: انظر: العنصر الجيني القافز. — Mobile element

ساعة جزيئية: قطعة زمنية تطورية تستند إلى الأدلة بأن الجينات أو البروتينات تميـــل إلـــى اختزان الاختلافات الناجمـــة عـــن الطفـــرات بمعدلات ثابتة تقريبا في بعض خطوط النـــسل المعينة. — Molecular clock

دلالات جزيئية: انظر: "دلالات جينية". — Molecular markers

تصنيف تطوري جزيئي: شجرة تطور مقـــدرة على أساس معلومات الدنا أو البروتينات. — Molecular phylogeny

زواج أحادي: نظام التزاوج الذي يقترن فيـــه كل ذكر مع أنثـــى واحـــدة فقـــط، والعكـــس بالعكس. — Monogamy

أحادي التـــصنيف: يمكن تتبع المجموعة إلـــى سلف مشترك. — Monophyletic

البنيات المرئية للكائنات. — Morpholpgy

التطور الفسيفسائي: اختلاف معدلات التغيـــر أو أنماط التطور فـــي أنـــواع مختلفـــة مـــن الصفات. — Mosaic evolution

Mullerian mimicry	**المحاكاة الموللّيرية**: التشابه في تقليد (تمويه) المظاهر التحذيرية (مثل أنماط تلون الجسم)، من قبل اثنين أو أكثر من الأنواع التي تعد فريسة محتملة؛ لجعلها غير مستساغة أو رادعة للحيوانات المفترسة.
Mutation	**طفرة**: تغيير في البنية الوراثية لكائن ما أو أمشاجه.
Mutualism	**تبادل المنافع**: شكل من أشكال التعايش، يستفيد فيه الطرفان من الارتباط.
Natural history	**التاريخ الطبيعي**: دراسة تاريخ الطبيعة والظواهر الطبيعية.
Naturalist	أي شخص مهتم بالتاريخ الطبيعي.
Natural selection	**الانتقاء الطبيعي**: المساهمة التفاضلية من قبل الأفراد من ذوي الأنماط الجينية المختلفة لمجموع ذرية الجيل القادم.
Neotropical	المناطق المدارية أو المتصلة بها في أمريكا.
Nepotism	**المحسوبية**: المحاباة الموجهة نحو ذوي القربى الوراثية.
Neurotransmitter	**ناقل إشارات عصبي**: أي من المواد الكيميائية التي تنقل النبضات العصبية بين الخلايا في الجهاز العصبي.
Node	**عقدة**: نقطة التفرع داخل شجرة التطور (عقدة داخلية)، أو الطرف الحالي لأحد الفروع الخارجية (عقدة خارجية).

Nuclear DNA	**دنا النواة:** المادة الوراثية المستقرة داخل أنوية الخلايا حقيقية النواة.
Nucleic acid Deoxyribonucleic acid	**حمض نووي:** انظر: لحمض النووي منقوص الأكسجين.
Nucleotide	**نيوكليوتيد:** وحدة كيميائية من الدنا تتكون من قاعدة نيتروجينية، وسكر البنتوز، ومجموعة فوسفات.
Nucleus	**نواة:** جزء من الخلية يحدها غشاء وتتضمن الكروموسومات.
Ontogeny	تطور الجنين ومسار تطور الفرد ونموه إلى النضج.
Order	**رتبة:** درجة في التصنيف الهرمي بين الطبقة والعائلة في نظام التصنيف التقليدي.
Organelle	**جسيم (عضية):** بنية معقدة يمكن التعرف عليها في سايتوبلازم الخلية (مثل المايتوكوندريا أو البلاستيدات الخضراء).
Outgroup	**أصناف خارجية:** نوع أو أكثر، يقع من ناحية التصنيف التطوري خارج الحزمة قيد الدراسة ولكن على مقربة منها.
Oviparous	**بياض:** واضح البيض.
Paedomorphosis	**"بيدومورفوسيس":** ظاهرة تطورية يشبه فيها النسل البالغ صغار سلفهم.
Palearctic	من أو على علاقة بمناطق خطوط العرض العالية في أوراسيا.

Paleontology	**علم المتحجرات (الإحثاء)**: دراسة أشكال الحياة المنقرضة عادة من خلال الحفريات.
Paraphyletic	**مجموعة مصطنعة تصنيفيًا**: تشمل سلفا مشتركا، وبعض سلالته التطورية وليست كلها.
Parasite	**طفيل**: كائن يرتبط ارتباطًا وثيقًا ، في بعض الوقت من دورة حياته، مع مضيف ويسبب له الضرر.
Parsimony	**التوفير، أو الشح**: اقتصاد التفسير؛ وفيما يتعلق بالتصنيف التطوري فهو يعني أبسط مجموعة من المسارات التطورية لتبرير الفروق الملاحظة بين الأصناف.
Parthenogenesis	**التوالد العذري**: تطور الفرد من بويضة غير مخصبة.
Parturition	الولادة.
Pathogen	مسبب المرض.
Patristic similarity	**التشابه الأبوي**: شق التشابه المظهري بسبب النسب المشترك.
Pedigree	**النسب**: رسم تخطيطي يعرض نسب المجموعة (شركاء التزاوج وذريتهم عبر الأجيال).
Phenetic similarity	**تشابه مظهري**: التشابه المظهري العام بين أي كائنات محددة؛ بدءًا من السمات الجزيئية والفيسيولوجية إلى التشريحية والسلوكية.

Phenogram	مخطط شجري يوضح التشابه العام بين الكائنات.
Phenotype	**نمط ظاهري:** الخصائص الملاحظة لكائن على أي مستوى.
Phenotypic plasticity	**اللدونة المظهرية:** قدرة المظاهر المختلفة على الظهور عند تعرض الكائن لظروف بيئية مخالفة.
Pheromone	**فرمون:** رسالة كيميائية يفرزها أحد الأفراد، وتنقل المعلومات إلى شخص آخر، وتتسبب في كثير من الأحيان في استجابة محددة من المستقبل.
Photosynthesis	**التمثيل (أو التخليق) الضوئي:** العملية الكيميائية الحيوية التي يستخدم فيها النبات الضوء؛ لتصنيع الكربوهيدرات من ثاني أكسيد الكربون والماء.
Phylogenetic	تصنيف تطوري.
Phylogenetic character mapping (PCM)	**خريطة التصنيف التطوري للخواص:** علم استنتاج التاريخ التطوري للخواص من خلال رسم خرائط لتوزيع الحالات البديلة على أشجار التطور.
Phylogenetic constraint	قيود التصنيف التطوري بسبب العناصر التاريخية.
Phylogenetic inertia	**القوة الكامنة للتصنيف التطوري:** الاستمرار أو الحفاظ التطوري على أنماط ظاهرية بسبب

القيود الجينية المفروضة من التاريخ.

شرعية التصنيف التطوري التاريخية.	**Phylogenetic legacy**
إعادة تشييد التصنيف التطوري: الممارسة العلمية للاستدلال على التاريخ والعلاقات التطورية للأنساب الجينية.	**Phylogenetic reconstruction**
شجرة التصنيف التطوري: انظر: فايلوجيني.	**Phylogenetic tree**
علاقات التصنيف التطوري: النسب التاريخي لمجموعة من الكائنات أو الأنواع.	**Phylogeny**
التصنيف التطوري الجغرافي: مجال علمي يُعني بالتوزيعات المكانية لخطوط النسب، بما فيها تلك التي داخل الأنواع.	**Phylogeography**
رسم تخطيطي يظهر كلاً من الطبولوجيا المتفرعة، وأطوال الفروع في شجرة التطور.	**Phylogram**
شعبة (أسرة): درجة في التصنيف الهرمي تقع بين المملكة والطبقة في نظام التصنيف التقليدي.	**Phylum**
علم وظائف الأعضاء والدراسة العلمية لعمليات الأيض، ووظائف الأنسجة الحية للكائنات الحية.	**Physiology**
المدقة: الجزء الأنثوي الذي يحمل البويضة أو البذرة في الزهرة.	**Pistil**
المشيمة: البنية المادية التي تربط الجنين بالأم.	**Placenta**
كائنات صغيرة معلقة أو تطفو بحرية في المحيطات أو غيرها من المسطحات المائية.	**Plankton**

Planktotrophy	تاريخ حياة يشمل مرحلة من التغذيـة علـى العوالق.
Plate tectonics	**الحركة التكتونية:** صفائح (لوحـات) القـشرة الأرضية الصلبة: التي تتحرك ببطء بالنـسبة لبعضها البعض.
Plesiomorphy	حالة صفة لدى السلف (أي حالة صفة موجودة لدي السلف المشترك للأصناف قيد الدراسة).
Pleistocene Epoch	**العصر الجليـدي (البلايـستوسيني):** الحقبـة الزمنية الجيولوجية التي بدأت منذ نحو مليوني سنة مضت، واستمرت حتى حـوالي عـشرة آلاف سنة مضت.
Poecilogony	حدوث كل من التغذية على المح والتغذية على العوالق كبدائل أثناء تاريخ أحد الأنواع.
Poikilothermic	**متغير الحرارة** (ذوات الـدم البـارد) انظـر: **Exothermic.**
Pollen	**حبوب اللقاح:** الأمشاج الذكورية في النباتات.
Pollination	**التلقيح:** نقل حبوب اللقاح إلى زهرة أنثـى أو إلى الأجزاء الأنثوية من زهرة.
Polyandry	**تعدد الأزواج:** نظام تزاوج تقترن فيه الأنثـى مع ذكور متعددة، وعادة يقترن الذكر بـأنثى واحدة فقـط علـى الأكثـر. انظـر أيـضًا **polygyny**، و **polygamy.**
Polygamy	**تعدد الزيجات:** نظام تزاوج يقترن فيه الفـرد بأكثر من زميل. انظر أيضًا: **polygyny** تعدد الزوجات، و **polyandry** تعدد الأزواج.

Polygynandry	**تعدد التزاوج:** نظام تزاوج يقترن فيه كل من الذكور والإناث عادة بزملاء كثيرين.
Polygyny	**تعدد الزوجات:** نظام تزاوج يقترن فيه الذكور مع إناث متعددة، وترتبط الأنثى بذكر واحد فقط في العادة على الأكثر. انظر أيضًا: **polyandry** تعدد الأزواج، و **polygamy** تعدد الزوجات.
Polymerase chain reaction (PCR)	**التفاعل المتسلسل للبوليميريز:** إجراء معملي لتكرار الحمض النووي: بدءًا من كميات صغيرة من المواد.
Polymorphism	**تعدد الأشكال:** وجود شكلين أو أكثر من أنماط شكلية أو جينية معينة ضمن مجموعة ما.
Polypeptide	**ببتيد متعدد:** سلسلة من الأحماض الأمينية.
Polyphyletic	**تعدد السلف:** مجموعة من الكائنات التي ربما صنفت معًا، ولكن يتبع كل منها سلفا مختلفا.
Population	مجموعة من النمط نفسه، تقطن منطقة محددة، أو تشترك في حوض جينات واحد.
Population bottleneck	انخفاض مؤقت حاد في حجم المجموعة.
Population structure (genetic)	**هيكل المجموعة (جينيًا):** الاختلافات في البنية الجينية في مجموعات جغرافية.
Predator	**مفترس:** كائن يتغذي من خلال افتراس الكائنات الأخرى.
Pregnancy	**الحمل:** حمل الجنين داخل جسم أحد الوالدين.
Progenitor	**السلف:** أصل النسب القديم.

Prokaryote	أي كائن يفتقر إلى وجود نواة داخـــل غـــشاء، تضم الكروموسومات.
Protein	**بروتين:** جزيء يتكون من واحد أو أكثر مـــن سلاسل الببتيدات المتعددة.
Qualitative character	**صفة نوعيـــة:** صفة يمكن تمييزها عن حالات أخرى بديلة.
Quantitative character	**صفة كمية:** صفة مظهرية، قد تختلف بـــشكل شبه مستمر بين الأصناف الجارية مقارنتهـــا، وقد تشير أيضًا إلى صفة مظهرية ذات أساس جيني معقد أو متعدد العناصر.
Radial symmetry	**تناظر شعاعي:** منظور عام لبنية جسد يـــشبه الدائرة أو الأسطوانة.
Recapitulation	ظاهرة تطورية يشبه فيها صغار الـــسن مـــن السلالة، مرحلة البالغين لدى أسلافهم.
Recessive allele	**أليل متنحٍّ:** شكل من أشكال أحـــد الجينـــات، يُحجب فيه تعبيره عن أحد الأشكال الظاهريـــة بواسطة نظيره المهيمن.
Recombinant DNA techniques	**تقنيات إعادة ضم الـــدنا:** أساليب معملية تعزل فيها تسلسلات الحمض النووي مـــن كائنـــات مختلفة، ثم تقسم بعد ذلك معًا فـــي ترتيبـــات جديدة.
Recombination (genetic)	**إعادة الضم (الجينات):** تشكيل تركيبات جديدة من جينات، كما يحدث على سبيل المثال بشكل طبيعي عـــن طريـــق الانقـــسام الاختزالـــي والإخصاب.

جينات تنظيمية: الجين الذي يتحكم في تعبير الجينات الأخرى.	Regulatory gene
عزلة إنجابية: عوائق للتهجين الناجح، أو للتهجين البيني المتكرر بين الأنواع الحية.	Reproductive isolation
تطور متشابك: انتقال جانبي للجينات بين خطوط النسل، كما يتم مثلاً في حالة التهجين البيني المتكرر، أو من خلال آلية أو أخرى لنقل الجينات الأفقي، مما يخلق شبكة من الروابط بين فروع شجرة تصنيف تطوري.	Reticulate evolution
واقعة شبكية: وقوع الحدث الذي يؤدي إلى تطور شبكي.	Reticulation event
رتروبوسون: انظر أيضًا: **retrotransposable element**	Retroposon
عنصر منتقل ارتجاعي: شكل من أشكال الجين القافز، أو العنصر النقال، الذي ينتقل عبر وسيط الرنا.	Retrotransposable element
فيروس ارتجاعي: أي فيروس ريبي، يستخدم أسلوب النسخ العكسي خلال دورة حياته للاندماج في دنا الخلايا المضيفة.	Retrovirus
حمض النووي الريبي: المادة الوراثية لفيروسات كثيرة، ويشبه الدنا في بنيته كذلك أيضًا؛ أي فئة من الجزيئات التي تنشأ عادة في الخلايا من خلال نسخ الحمض النووي.	Ribonucleic acid (RNA)

Ribosomal DNA	**دنا الرايبوسومات:** المادة الوراثية التي تقــوم بتشفير الوحدات التحتية للرايبوسومات.
Ribosome	**رايبوسوم:** جسيم في الــسايتوبلازم، وموقـــع لترجمة البروتينات (أي حيث تجري 'قــراءة' الرنا بواسطة الخلية لإنتاج الببتيدات المتعددة).
Root	**جذر:** الفرع الأكثر قاعدية (يسبق أقدم عقـــدة) في شجرة التطور.
Saprobe	**آكل الرمة (رمام):** كائن يتغذى على المـــواد العـــضوية الميتـــة، ويقـــوم بتحليلهـــا بعـــد امتصاصها.
Selfish DNA	**دنا أناني:** الدنا الذي يظهر دائمًا مـــن دون فائـــدة واضحة للكائن؛ انظر أيضًا: الحمـــض النـــووي المهمل **Junk DNA**.
Sex	**الجنس:** نوع الجنس؛ ذكرًا أو أنثى.
Sex chromosome	**كروموسوم الجنس:** أحد الكروموسومات فـــي نواة الخلية يسهم في التمييز بين الجنسين.
Sex detrmination	**تحديد الجنس:** الوسائل الوراثية أو التنمويـــة التي يتطور الفرد بسببها إما إلى ذكور، وإمـــا إلى إناث (أو كليهما).
Sex-role reversal	**انعكاس الدور الجنسي:** الحالة التي تُظهر فيها الإناث سلوكيات الذكور"المعتادة" (على سبيل المثـــال في الثدييات)، والعكس بـــالعكس، وتـــستخدم أيضًا في السياق التقني، بمعني: أي حالة يعمل فيها الانتقاء الجنسي بشكل مكثف على الإناث أكثر من الذكور.

Sexual dichromatism	**التفرقة اللونية بين الجنسين:** اختلاف ملاحظ في لون أو نمط اللون، بين الذكور والإناث في نوع معين.
Sexual dimorphism	**ازدواج الشكل الجنسي:** فرق ملاحظ في مظهر الشكل المرئي (باستثناء الأعضاء الجنسية في حد ذاتها) بين الذكور والإناث من نوع معين.
Sexual reproduction	**التكاثر الجنسي:** التكاثر الذي يتضمن إنتاج للأمشاج والاندماج اللاحق لها.
Sexual selection	**الانتقاء الجنسي:** القدرة التفاضلية للأفراد من الجنسين للحصول على قرين. يشير الانتقاء الجنسي الضمني إلى التنافس بين أعضاء من الجنس نفسه للحصول على قرين، وأما الانتقاء الجنسي البيني فيشير إلى أنماط اختيار القرين من قبل كل من الذكور والإناث.
Sibling species	**الأنواع المتشابهة:** انظر: الأنواع الخفية **Cryptic species**.
Sister taxa	**أصناف شقيقة:** أصناف نابعة من العقدة نفسها في شجرة تطور.
Somatic cell	**خلية جسدية:** أي خلية في كائن متعدد الخلايا، باستثناء الخلايا الموجهة لإنتاج الأمشاج.
Species (biological)	**الأنواع (البيولوجية):** مجموعات من الأفراد المتناسلين فيما بينهم، أو لديهم القدرة على ذلك ومعزولون تناسليًا عن جماعات أخرى.

Species tree	**شجرة الأنواع:** رسم توضيحي لعلاقات التصنيف التطوري بين الأنواع (ينبغي التفرقة بينها وبين شجرة الجينات التي يمكن، لأسباب مختلفة، أن تختلف إلى حد ما في الطوبولوجيا عن الشكل المركب متعدد المواقع لشجرة الأنواع المتفق عليه).
Sperm	**مشيج منوي:** مشيج ذكوري في الحيوانات.
Squamate	**حرشفي:** عضو في مجموعة فرعية من الزواحف التي تشمل السحالي والثعابين.
Stamen	**السداة:** العضو التناسلي الذكري في الزهرة، وعادة يكون في هيئة شعيرة.
Stigma	**المتاع:** جزء من الزهرة يتلقى حبوب اللقاح.
Structural gene	**جين هيكلي:** الجين الذي يشفر البروتين.
Symbiont	**المتكافل:** أحد المشاركين في علاقة تعايشية.
Symbiosis	**تعايش تكافلي:** أي ارتباط وثيق بين أفراد، اثنين أو أكثر من الأنواع، ولا يقتصر بالضرورة على التعاون وتبادل المنفعة.
Sympatric	تسكن المنطقة الجغرافية نفسها.
Symplesiomorphy	حالة صفة لدى السلف، يشترك فيها اثنان أو أكثر من الأصناف السليلة.
Synapomorphy	حالة صفة مستحدثة، يشترك فيها اثنان أو أكثر من الأصناف السليلة.
Systematics	**النظاميات:** دراسة مقارنة، وتصنيف الكائنات، وخاصة ما يتعلق منها بعلاقاتها التطورية.

أحد العلماء الذين يمارسون النظاميات.	**Systematist**
صنف (أصنوفة): خط (أو مجموعة) سلالي أحيائي، متميز بشكل كاف عن غيره من الخطوط؛ بحيث يصبح جديرًا باقتناء اسم تصنيفي رسمي.	**Taxon**
تصنيف: ممارسة تسمية وتصنيف الكائنات الحية.	**Taxonomy**
الحقبة الثالثة: الفترة الزمنية الجيولوجية التي بدأت منذ نحو ٦٥ مليون سنة مضت، وانتهت منذ حوالي مليونى سنة قبل الحاضر.	**Tertiary Period**
رباعي الأرجل: حيوان فقاري من دون الأسماك.	**Tetrapod**
الصدر: منطقة من الجسم بين الرأس والبطن.	**Thorax**
سم: مادة سامة.	**Toxin**
الحمض النووي الريبي الناقل: جزيء الرنا الذي ينقل أحد الأحماض الأمينية إلى سلسلة متنامية من البوليببتيدات أثناء عملية الترجمة.	**Transfer RNA**
العنصر القافز (المتنقل): أي من قطع تسلسل الحمض النووي، التي يمكنها التحرك من موقع ما على أحد الكروموسومات إلى آخر، وكثيرًا ما تكون عملية متكررة.	**Transposable element**
شجرة الحياة: التاريخ التطوري الكامل للحياة على كوكب الأرض.	**Tree of Life**

Ungulate	**ذوات الحوافر:** أي من الحيوانات الكبيرة ذوات الحافر من الثدييات الرعوية.
Unisexual	**أحادي الجنس:** المتكون من جنس واحد فقط.
Uterus	**رحم:** عضو الثدييات الذي ينمو فيه الجنين ويتطور بعد الغرس.
Vaccine	**لقاح:** محلول معلق يحتوي على ميكروبات ميتة أو ضعيفة، أو مكونات كيميائية حيوية منها، يحقن في الجسم للتحصين ضد المرض نفسه.
Venom	**السم:** السم المنتج بيولوجيًا.
Vertebrate	**حيوان فقاري:** لديه عمود فقري.
Vestigial Degenerate or rudimental	**ضامر أو متدهور أو أولي:** تستخدم لوصف البنيات التشريحية أو الوظائف التي ضمرت في كائنات ما خلال العملية التطورية.
Vicariance	العملية التي يمكن بمقتضاها لأحد عوائق الانتشار التاريخية أن يؤدي إلى الظهور التطوري لاثنين أو أكثر من أشكال الحيوانات أو النباتات لصيقة النسب في مناطق جغرافية مختلفة.
Virus	**فيروس:** طفيل ضئيل يعيش داخل الخلايا، وغير قادر على التكاثر الذاتي، ويستخدم آليات الخلية المضيفة لذلك.
Viviparous	**(ولود):** ولادة نسل حي من داخل جسم أحد الأبوين، وهي عملية تعرف باسم "ولودية" أو حمل الأحياء.

Warning coloration	**تلون تحـــذيري**: تلون واضح للإعـــلان عـــن الأذى، وعدم الاستساغة، أو غير ذلـــك مـــن مخاطر على كائن مفترس محتمل.
W-chromosome	**كروموسوم W**: كروموســـوم الجـــنس لـــدى الطيور، ويوجد عادة في الإناث فقط.
Womb	رحم: انظر **uterus**.
X-chromosome	**كروموسوم X**: كروموسوم الجنس، ويوجـــد عادة من نسختين في إناث الثـــدييات (عـــرس مثلي الجنس)، ولكن توجد نسخة واحدة منـــه فقط في الذكور (جنس متغاير الأعراس).
Y-chromosome	**كروموســـوم Y**: كروموســـوم الجـــنس فـــي الثدييات، ويوجد عادة في الذكور فقط.
Z-chromosome	**كروموسوم Z**: كروموسوم الجـــنس، ويوجـــد عادة من نسختين في الطيور الذكور (العـــرس المثلي الجنس)، ولكن على شكل نسخة واحدة فقط في الإناث (الجنس متغاير الأعراس).
Zygote	**الزيجوت**: البويضة المخصبة، وتضم زوجـــا من كل نوع من الكروموسومات؛ نتيجة اتحاد الأمشاج فردية الكروموسومات مـــن الـــذكور والإناث.

المراجع

Chapter 1

Avise, J. C. 2002. *Genetics in the Wild*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.

Baker, A. J. (ed.) 2000. *Molecular Methods in Ecology*. Oxford: Blackwell.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. London: John Murray.

Dawkins, R. 2004. *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution*. New York: Houghton-Mifflin.

Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am. Biol. Teacher* 35: 125–9.

Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland, MA: Sinauer.

Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer.

Hall, B. G. 2004. *Phylogenetic Trees Made Easy* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.

Hillis, D. M., C. Moritz, and B. K. Mable (eds) 1996. *Molecular Systematics* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.

Holder M. and P. O. Lewis 2003. Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. *Nature Genet*. 4: 275–84.

Huelsenbeck, J. P. 2000. *MRBAYES: Bayesian Inferences of Phylogeny* [software]. Rochester, NY: University of Rochester.

Huelsenbeck, J. P. and B. Rannala 1997. Phylogenetic methods come of age: testing hypotheses in an evolutionary context. *Science* 276: 227–232.

Li, W.-H. 1997. *Molecular Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer.

Margoliash, E. 1963. Primary structure and evolution of cytochrome *c*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 50: 672–9.

Nei, M. and S. Kumar 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford: Oxford University Press.

Rokas, A., B. L. Williams, N. King, and S. B. Carroll 2003. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature* 425: 798–804.

Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist*. 85: 1–350.

Strimmer, K. and A. von Haeseler 1996. Quartet puzzling: A quartet maximum likelihood method for reconstructing tree topologies. *Molec. Biol. Evol.* 13: 964–9.
Swofford, D. L. 2000. PAUP*: *Phylogenetic Analysis Using Parsimony and Other Methods* [software]. Sunderland, MA: Sinauer.

Chapter 2

Whence the toucan's bill?

Lanyon, S. M. and J. G. Hall 1994. Re-examination of barbet monophyly using mitochondrial-DNA sequence data. *Auk* 111: 389–97.
Prum, R. O. 1988. Phylogenetic interrelationships of the barbets (Aves: Capitonidae) and toucans (Aves: Ramphastidae) based on morphology with comparisons to DNA-DNA hybridization. *Zool. J. Linn. Soc.* 92: 313–43.
Sibley, C. G. and J. E. Ahlquist. 1986. Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA's. *Scient. Am.* 254(2): 82–3.

The beak of the fish

Beer, G. R. de 1940. *Embryos and Ancestors*. Oxford: Clarendon Press.
Boughton, D. A., B. B. Collette, and A. R. McCune. 1991. Heterochrony in jaw morphology of needlefishes (Teleostei: Belonidae). *Syst. Zool.* 40: 329–54.
Collette, B. B. and N. V. Parin. 1970. Needlefishes (Belonidae) of the Eastern Atlantic Ocean. *Atl. Rep.* 11: 1–60.
Gould, S. J. 2000. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer.
Lovejoy, N. R. 2000. Reinterpreting recapitulation: Systematics of needlefishes and their allies (Teleostei: Beloniformes). *Evolution* 54: 1349–62.

Snails' shell shapes

Collin, R. and R. Cipriani 2003. Dollo's law and the re-evolution of shell coiling. *Proc. R. Soc. Lond.* B270: 2551–5.
Dollo, L. 1893. Les lois de l'evolution. *Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydr.* 7: 164–6.
Gould, S. J. 1970. Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *J. Hist. Biol.* 3: 189–212.
Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
Vermeij, G. 1987. *Evolution and Escalation*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

More on snails' shell shapes

Asami, T., R. H. Cowie, and K. Ohbayashi 1998. Evolution of mirror images by sexually asymmetric mating behavior in hermaphroditic snails. *Am. Nat.* 152: 225–36.

Gittenberger, E. 1988. Sympatric speciation in snails: A largely neglected model. *Evolution* **42**: 826–8.

Johnson, M. S., B. Clarke, and J. Murray 1990. The coil polymorphism in *Partula suturalis* does not favor sympatric speciation. *Evolution* **44**: 459–64.

Ueshima, R. and T. Asami 2003. Single-gene speciation by left-right reversal. *Nature* **425**: 679.

Vermeij, G. J. 1975. Evolution and distribution of left-handed and planispiral coiling in snails. *Nature* **254**: 419–20.

Winged walkingsticks

Wagner, D. L. and J. K. Liebherr 1992. Flightlessness in insects. *Trends Ecol. Evol.* **7**: 216–20.

Whiting, M. F., S. Bradler, and T. Maxwell 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* **421**: 264–7.

Hermits and kings

Cunningham, C. W., N. W. Blackstone, and L. W. Buss 1992. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors. *Nature* **355**: 539–42.

Gould, S. J. 1992. We are all monkey's uncles. *Nat. Hist.* **101**(6): 14–21.

True and false gharials

Brochu, C. A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: Phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *Am. Zool.* 41: 564–85.

Gatesy, J. and G. D. Amato. 1992. Sequence similarity of 12S ribosomal segment of mitochondrial DNAs of gharial and false gharial. *Copeia* **1992**: 241–3.

Graybeal, A. 1994. Evaluating the phylogenetic utility of genes: A search for genes informative about deep divergences among vertebrates. *Syst. Biol.* 43: 174–93.

Grigg, G. C., F. Seebacher, and C. E. Franklin (eds) 2001. *Crocodilian Biology and Evolution.* Chipping Norton, New South Wales, Australia: Surrey Beatty & Sons.

Harshman, J., C. J. Huddleston, J. P. Bollback, T. J. Parsons, and M. J. Braun 2003. True and false gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia. *Syst. Biol.* **52**: 386–402.

Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *A. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 23–42.

Maddison, W. P. 1997. Gene trees in species trees. *Syst. Biol.* **46**: 523–36.

Norell, M. A. 1989. The higher level relationships of the extant Crocodylia. *J. Herpetol.* **23**: 325–35.

Loss of limbs on the reptile tree

Caldwell, M. W. and M. S. Y. Lee 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature* **386**: 705–9.

Coates, M. and M. Ruta 2000. Nice snake, shame about the legs. *Trends Ecol. Evol.* 15: 503–7.

Greer, A. E. 1991. Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *J. Herpetol.* 25: 166–73.

Kearney, M. and B. L. Stuart 2004. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proc. R. Soc. Lond.* B271: 1677–83.

Lande, R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73–92.

Pough, F. H. and 5 others 1998. *Herpetology.* Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.

Vidal, N. and S. B. Hedges 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proc. R. Soc. Lond.* B (suppl.)271: S226–9.

Walls, G. L. 1940. Ophthalmalogical implications for the early history of snakes. *Copeia* 1940: 1–8.

Wiens, J. J. and J. L. Slingluff 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution* 55: 2303–18.

Fishy origins of tetrapods

Brinkmann, H., B. Venkatesh, S. Brenner, and A. Meyer 2004. Nuclear protein-coding genes support lungfish and not the coelacanth as the closest living relatives of land vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 4900–5.

Gorr, T., T. Kleinschmidt, and H. Fricke 1991. Close tetrapod relationship of the coelacanth *Latimeria* indicated by haemoglobin sequences. *Nature* 351: 394–7.

Meyer, A. and A. C. Wilson 1990. Origin of tetrapods inferred from their mitochondrial DNA affiliation to lungfish. *J. Molec. Evol.* 31: 359–64.

Sharp, P. M., A. T. Lloyd, and D. G. Higgins 1991. Coelacanth's relationships. *Nature* 353: 218–19.

Stock, D. W., K. D. Moberg, L. R. Maxson, and G. S. Whitt 1991. A phylogenetic analysis of the 18S ribosomal RNA sequence of the coelacanth *Latimeria chalumnae. Env. Biol. Fishes* 32: 99–117.

Takezaki, N., F. Figueroa, Z. Zaleska-Rutczynska, N. Takahata, and J. Klein 2004. The phylogenetic relationships of tetrapod, coelacanth, and lungfish revealed by the sequences of forty-four nuclear genes. *Molec. Biol. Evol.* 21: 1512–24.

Thompson, K. S. 1991. *Living Fossil: The Story of the Coelacanth.* New York: Norton.

Zardoya, R., Y. Cao, M. Hasegawa, and A. Meyer 1998. Searching for the closest living relative(s) of tetrapods through evolutionary analyses of mitochondrial and nuclear data. *Molec. Biol. Evol.* 15: 506–17.

Panda ponderings

Flynn, J. J., M. A. Nedbal, J. W. Dragoo, and R. L. Honeycutt 2000. Whence the red panda? *Molec. Phylogen. Evol.* 17: 190–9.

O.Brien, S. J. 1987. The ancestry of the giant panda. *Scient. Am.* 257(5): 102–7.

O'Brien, S. J., W. G. Nash, D. E. Wildt, M. E. Bush, and R. E. Benveniste 1985. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature* 317: 140–4.

Sarich, V. M. 1973. The giant panda is a bear. *Nature* 245: 218–20.

Slattery, J. P. and S. J. O'Brien 1995. Molecular phylogeny of the red panda *(Ailurus fulgens)*. *J. Hered.* 86: 413–22.

Fossil DNA and extinct eagles

Brown, L. H. and D. Amadon 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World.* London: Country Life.

Bunce, M. and 6 others. 2005. Ancient DNA provides new insights into the evolutionary history of New Zealand's extinct giant eagle. *PloS Biology* 3: 44–6.

Hofreiter, M, D. Serre, H. N. Poinar, M. Kuch, and S. Pääbo 2001. Ancient DNA. *Nature Rev. Genet.* 2: 353–9.

Nicholls, H. 2005. Ancient DNA comes of age. *PloS Biology* 3: 192–6.

Worthy, T. H. and R. N. Holdaway 2002. *The Lost World of the Moa: Prehistoric Life of New Zealand.* Bloomington, IN: Indiana University Press.

The Yeti's abominable phylogeny

Hergé, G. R. 1960. *Tintin in Tibet* [English version]. Belgium: Casterman.

Matthiessen, P. 1979. *The Snow Leopard.* London: Chatto & Windus.

Matthiessen, P. and T. Laird 1995. *East of Lo Monhong: In the Land of the Mustang.* Boston, MA: Shambala Publishers.

Milinkovitch, M. C., A. Caccone, and G. Amato 2004. Molecular phylogenetic analyses indicate extensive morphological convergence between the "yeti" and primates. *Molec. Phylogen. Evol.* 31: 1–3.

Chapter 3

Light and dark mice

Dice, L. and P. M. Blossom 1937. Studies of mammalian ecology in southwestern North America, with special attention to the colors of desert mammals. *Publ. Carnegie Inst. Washington* 485: 1–25.

Hoekstra, H. E. and M. W. Nachman 2003. Different genes underlie adaptive melanism in different populations of rock pocket mice. *Molec. Ecol.* 12: 1185–94.

Nachman, M. W., H. E. Hoekstra, and S. L. D'Agostino 2003. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 5268–73.

Sexual dichromatism

Andersson, M. 1994. *Sexual Selection.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Badyaev, A. V. and G. E. Hill 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *A. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 27–49.

Burns, K. J. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): The role of female versus male plumage. *Evolution* 52: 1219–24.

Kimball, R. T., E. L. Braun, J. D. Ligon, V. Lucchini, and E. Randi 2001. A molecular phylogeny of the peacock-pheasants (Galliformes: *Polyplectron* spp) indicates loss and reduction of ornamental traits and display behaviors. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 187–98.

Kimball, R. T. and J. D. Ligon 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *Am. Nat.* 154: 182–93.

Owens, I. P. F. and R. V. Short 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 10: 44–7.

Peterson, A. T. 1996. Geographic variation in sexual dichromatism in birds. *Bull. Br. Ornithol. Club* 116: 156–72.

Price, T. and G. L. Birch 1996. Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds. *Auk* 133: 342–8.

Wiens, J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends Ecol. Evol.* 16: 517–23.

Dabbling into duck plumages

Delacour, J. and E. Mayr 1945. The family Anatidae. *Wilson Bull.* 57: 2–55.

Omland, K. E. 1997. Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: repeated loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini). *Evolution* 51: 1636–46.

Sibley, C. G. 1957. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor* 59: 166–87.

Specific avian color motifs

Allen, E. S. and K. E. Omland 2003. Novel intron phylogeny supports plumage convergence in orioles (*Icterus*). *Auk* 120: 961–9.

Endler, J. A. and M. Théry 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three Neotropical forest-dwelling birds. *Am. Nat.* 148: 421–52.

Hoekstra, H. E. and T. Price 2004. Parallel evolution is in the genes. *Science* 303: 1779–81.

Mundy, N. I. and 5 others 2004. Conserved genetic basis of a quantitative plumage trait involved in mate choice. *Science* 303: 1870–3.

Omland, K. E. and S. M. Lanyon 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): Repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* 54: 2119–33.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution.* New York: Oxford University Press.

The poisonous Pitohui

Diamond, J. 1994. Stinking birds and burning books. *Natural History* 103(2): 4–12.

Dumbacher, J. P. and R. C. Fleischer 2001. Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds? *Proc. R. Soc. Lond.* B268: 1971–6.

Dumbacher, J. P. and S. Pruett-Jones 1996. Avian chemical defenses. *Curr. Ornithol.* 13: 137–74.

Müller, F. 1879. *Ituna* and *Thyridia*: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* 1879: xx–xxix.

Warning colorations in poison frogs

Daly, J. W. and 6 others 2002. Bioactive alkaloids of frog skin: combinatorial bioprospecting reveals that pumiliotoxins have an arthropod source. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 13996–4001.

Myers, C. W. and J. W. Daly 1983. Dart-poison frogs. *Scient. Am.* 248(2): 120–33.

Santos, J. C., L. A. Coloma, and D. C. Cannatella 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 12792–7.

Saporito, R. A. and 5 others 2004. Formicine ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 8045–50.

Symula, R., R. Schulte, and K. Summers 2001. Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond.* B268: 2415–21.

Müllerian mimicry butterflies

Brower, A. V. Z. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6491–5.

1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 50: 195–221.

Nijhout, H. F. 1991. *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns.* Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Caterpillar colors and cryptic species

Frankie, G. W., A. Mata, and S. B. Vinson (eds) 2004. *Biodiversity Conservation in Costa Rica.* Berkeley, CA: University of California Press.

Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball, and J. R. deWaard 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond.* B270: 313–21.

Hebert, P. D. N., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen, and W. Hallwachs 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 14812–17.

Tautz, D., P. Arctander, A. Minelli, R. H. Thomas, and A. P. Vogler 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* 18: 70–4.

Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. New York: Norton.

Chapter 4

The chicken or the egg?

Meyer, A. and R. Zardoya 2003. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. *A. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 311–38.

Gill, F. B. 1990. *Ornithology* (2nd edn). New York: W. H. Freeman & Co.

The avian nest

Bennett, P. M. and I. P. F. Owens 2002. *Evolutionary Ecology of Birds*. Oxford: Oxford University Press.

Owens, I. P. F. and P. M. Bennett 1995. Ancient ecological diversification explains life-history variation among living birds. *Proc. R. Soc. Lond.* B261: 227–32.

Sheldon, F. H., L. A. Whittingham, and D. W. Winkler 1999. A comparison of cytochrome *b* and DNA hybridization data bearing on the phylogeny of swallows (Aves: Hirundinidae). *Molec. Phylogen. Evol.* 11: 320–31.

Winkler, D. W. and F. H. Sheldon 1993. Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): A molecular phylogenetic perspective. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 5705–7.

Egg dumping and foster parentage

Aragon, S., A. P. Moller, J. J. Soler and M. Soler 1999. Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *J. Evol. Biol.* 12: 495–506.

Lanyon, S. M. 1992. Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): A phylogenetic perspective. *Science* 255: 77–9.

Sorenson, M. D., K. M. Sefc, and R. B. Payne 2003. Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature* 424: 928–31.

Egg laying and live bearing

Blackburn, D. G. 1992. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *Am. Zool.* 32: 313–21.

Bull, J. J. and E. L. Charnov 1985. On irreversible evolution. *Evolution* 39: 1149–55.

Dulvy, N. K. and J. D. Reynolds 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proc. R. Soc. Lond.* **B264**: 1309–15.

Lee, M. S. and R. Shine 1998. Reptilian viviparity and Dollo's law. *Evolution* **52**: 1441–50.

Neill, W. T. 1964. Viviparity in snakes: some ecological and zoogeographical considerations. *Am. Nat.* **98**: 35–55.

Rouse, G. and K. Fitzhugh 1994. Broadcasting fables: is external fertilization really primitive? *Zool. Scr.* **23**: 271–312.

Surget-Groba, Y. and 13 others 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molec. Phylogen. Evol.* **18**: 449–59.

Piscine placentas

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. London: John Murray.

Mateos, M., O. I. Sanjur, and R. C. Vrijenhoek 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution* **56**: 972–84.

Nilsson, D.-E. and S. Pelger. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. R. Soc. Lond.* **B256**: 53–8.

Reznick, D. N., M. Mateos, and M. S. Springer 2002. Independent origins and rapid evolution of the placenta in the fish genus *Poeciliopsis*. *Science* **298**: 1018–20.

Rossant, J. and J. C. Cross. 2001. Placental development: lessons from mouse mutants. *Nature Rev. Genet.* **2**: 538–48.

Male pregnancy

Jones, A. G. and J. C. Avise 2001. Mating systems and sexual selection in male-pregnant pipefishes and seahorses: insights from microsatellite-based studies of maternity. *J. Heredity* **92**: 150–8.

Lourie, S. A., A. Vincent, and H. J. Hall 1999. *Seahorses: An Identification Guide to the World's Species and Their Conservation*. London: Project Seahorse.

Vincent, A., I. Ahnesjö, A. Berglund, and G. Rosenqvist 1992. Pipefishes and seahorses: are they all sex role reversed? *Trends Ecol. Evol.* **7**: 237–41.

Wilson, A. B., I. Ahnesjö, A. Vincent, and A. Meyer 2003. The dynamics of male brooding, mating patterns, and sex roles in pipefishes and seahorses (family Syngnathidae). *Evolution* **57**: 1374–86.

Wilson, A. B., A. Vincent, I. Ahnesjö, and A. Meyer 2001. Male pregnancy in seahorses and pipefishes (family Syngnathidae): rapid diversification of paternal brood pouch morphology inferred from a molecular phylogeny. *J. Heredity* **92**: 159–66.

Living and reproducing by the sword

Basolo, A. L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* **250**: 808–10.

1995. Phylogenetic evidence for the role of pre-existing bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond.* B**259**: 307–11.

Basolo, A. L. and G. Alcaraz 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proc. R. Soc. Lond.* B**270**: 1631–6.

Endler, J. A. and A. L. Basolo 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **13**: 415–20.

Meyer, A., J. M. Morrissey, and M. Schartl 1994. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. *Nature* **368**: 539–42.

Schluter, D., T. Price, A. Mooers, and D. Ludwig 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive evolution. *Evolution* **51**: 1699–711.

Brood care in Jamaican land crabs

Burggren, W. W. and B. R. McMahon (eds) 1988. *Biology of the Land Crabs.* Cambridge: Cambridge University Press.

Hedges, S. B. 1996. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *A. Rev. Ecol. Syst.* **27**: 163–96.

Schubart, C. D., R. Diesel, and S. B. Hedges 1998. Rapid evolution to terrestrial life in Jamaican crabs. *Nature* **393**: 363–5.

Social parasitism of butterflies on ants

Als, T. D. and 8 others 2004. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature* **432**: 386–90.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The Ants.* Berlin: Springer.

Pullin, A.S. (ed.) 1995. *Ecology and Conservation of Butterflies.* London: Chapman & Hall.

Thomas, J. A. and J. Settele 2004. Butterfly mimics of ants. *Nature* **432**: 283–4.

Parthenogenetic lizards, geckos, and snakes

Avise, J. C., J. M. Quattro, and R. C. Vrijenhoek 1992. Molecular clones within organismal clones. *Evol. Biol.* **26**: 225–46.

Dawley, R. M. and J. P. Bogart (eds) 1989. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates.* Albany, NY: New York State Museum.

Densmore, L. D. III, C. C. Moritz, J. W. Wright, and W. M. Brown 1989. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). IV. Nine *sexlineatus*-group unisexuals. *Evolution* **43**: 969–83.

Dessauer, H. C. and C. J. Cole 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. In: *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, R. M. Dawley and J. P. Bogart (eds), pp. 49–71. Albany, NY: New York State Museum.

Moritz, C. C. 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Evidence for recent and localized origins of widespread clones. *Genetics* **129**: 211–19.

Moritz, C. C. and 9 others 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). In: *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, R. M. Dawley and J. P. Bogart (eds), pp. 87–112. Albany, NY: New York State Museum.

Quattro, J. M., J. C. Avise, and R. J. Vrijenhoek 1992. An ancient clonal lineage in the fish genus *Poeciliopsis* (Atheriniformes: Poeciliidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 348–52.

Of monkeyflowers and hummingbirds

Beardsley, P. M., A. Yen, and R. G. Olmstead 2003. AFLP phylogeny of *Mimulus* section *Erythranthe* and the evolution of hummingbird pollination. *Evolution* 57: 1397–410.

Grant, K.A. and V. Grant. 1968. *Hummingbirds and Their Flowers*. New York: Columbia University Press.

Schemske, D. W. and H. D. Bradshaw, Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 11910–15.

Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I. Pollination mechanisms. *A. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307–26.

Weller, S. G. and A. K. Sakai 1999. Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution. *A. Rev. Ecol. Syst.* 30: 167–99.

Delayed implantation

Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman, and A. Purvis 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 74: 143–75.

Birkhead, T. R. and A. P. Møller 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 295–311.

Lindenfors, P., L. Dalen, and A. Angerbjörn. 2003. The monophyletic origin of delayed implantation in carnivores and its implications. *Evolution* 57: 1952–6.

Mead, R. A. 1989. The physiology and evolution of delayed implantation in carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, J. L. Gittleman (ed.), pp. 437–64. Ithaca, NY: Cornell University Press.

Renfree, M. B. 1978. Embryonic diapause in mammals: a developmental strategy. In: *Dormancy and Developmental Arrest*, M. E. Clutter (ed.), pp. 1–46. New York: Academic Press.

Thom, M. D., D. D. P. Johnson, and D. W. Macdonald 2004. The evolution and maintenance of delayed implantation in the Mustelidae (Mammalia: Carnivora). *Evolution* 58: 175–83.

Chapter 5

The kangaroo's bipedal hop

Burk, A., M. Westerman, and M. Springer 1998. The phylogenetic position of the musky rat-kangaroo and the evolution of bipedal hopping in kangaroos (Macropodidae: Diprotodontia). *Syst. Biol.* 47: 457–74.

Marshall, L. G. 1974. Why kangaroos hop. *Nature* 248: 174–6.

Szalay, F. S. 1994. *The Evolutionary History of Marsupials and an Analysis of Osteological Characters.* Cambridge: Cambridge University Press.

Powered flight in winged mammals

Adkins, R. M. and R. L. Honeycutt 1991. Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 88: 10317–21.

Bailey, W. J., J. L. Slighton, and M. Goodman 1992. Rejection of the "flying primate" hypothesis by phylogenetic evidence from the ε-globin gene. *Science* 256: 86–9.

Baker, R. J., M. J. Novacek, and N. B. Simmons 1991. On the monophyly of bats. *Syst. Zool.* 40: 216–31.

Mindell, D. P., C. W. Dick, and R. J. Baker 1991. Phylogenetic relationships among megabats, microbats, and primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 10322–6.

Pettigrew, J. D. 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science* 231: 1304–6.

Teeling, E. C. and 5 others 2000. Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature* 403: 188–92.

2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580–4.

Van Den Bussche, R. A., R. J. Baker, J. P. Huelsenbeck, and D. M. Hillis 1998. Base compositional bias and phylogenetic analyses: A test of the "flying DNA" hypothesis. *Molec. Phylogen. Evol.* 13: 408–16.

Magnetotaxis in bacteria

DeLong, E. F., R. B. Frankel, and D. A. Bazylinski 1993. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria. *Science* 259: 803–6.

Frankel, R. B. and R. P. Blakemore (eds) 1990. *Iron Biominerals.* New York: Plenum Press.

Stackebrandt, E. and M. Goodfellow (eds) 1991. *Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematics.* New York: Wiley.

Cetacean origins

Graur, D. and D. C. Higgins 1994. Molecular evidence for the inclusion of Cetaceans within the order Artiodactyla. *Molec. Biol. Evol.* 11: 357–64.

Milinkovitch, M. C. and J. G. M. Thewissen 1997. Even-toed fingerprints on whale ancestry. *Nature* **388**: 622–3.

Montgelard, C., F. M. Catzeflis, and E. Douzery 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome *b* and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molec. Biol. Evol.* **14**: 550–9.

Nikaido, M., A. P. Rooney, and N. Okada 1999. Phylogenetic relationships among certartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**: 10261–6.

O'Leary, M. A. 2001. The phylogenetic position of cetaceans: further combined data analyses, comparisons with the stratigraphic record and a discussion of character optimization. *Am. Zool.* **41**: 487–506.

Shimamura, M. and 8 others 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. *Nature* **388**: 666–70.

Ursing, B. W. and U. Arnason 1998. Analyses of mitochondrial genomes strongly support a hippopotamus-whale clade. *Proc. R. Soc. Lond.* B**265**: 2251–5.

Feeding and echolocation in whales

Hasegawa, M., J. Adachi, and M. C. Milinkovitch 1997. Novel phylogeny of whales supported by total molecular evidence. *J. Molec. Evol.* **44**: S117–20.

Milinkovitch, M. C. 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 328–34.

Nikaido, M. and 10 others 2001. Retroposon analysis of major cetacean lineages: The monophyly of toothed whales and the paraphyly of river dolphins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**: 7384–9.

The phylogeny of thrush migration

Berthold, P. 2003. *Avian Migration*. New York: Springer.

Outlaw, D. C., G. Voelker, B. Mila, and D. J. Girman 2003. Evolution of long-distance migration in and historical biogeography of *Catharus* thrushes: a molecular phylogenetic approach. *Auk* **120**: 299–310.

Pufferfish inflation

Wainwright, P. C. and R. G. Turingan 1997. Evolution of pufferfish inflation behavior. *Evolution* **51**: 506–18.

Winterbottom, R. 1974. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology. *Smithsonian Contrib. Zool.* **155**: 1–201.

Eusociality in shrimp

Danforth, B. N., L. Conway, and S. Ji 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Syst. Biol.* **52**: 23–36.

Duffy, J. E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* **381**: 512–4.

Duffy, J. E., C. L. Morrison, and R. Ríos 2000. Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution* **54**: 503–16.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior I, II. *J. Theor. Biol.* **7**: 1–52.

Queller, D. C. and J. E. Strassmann 1998. Kin selection and social insects. *BioScience* **48**: 165–75.

Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and R. D. Alexander (eds) 1991. *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, MA: Belknap Press.

Evolutionary reversals of salamander lifecycles

Chippindale, P. T., R. M. Bonett, A. S. Baldwin, and J. J. Wiens 2004. Phylogenetic evidence for a major reversal of life-history evolution in plethodontid salamanders. *Evolution* **58**: 2809–22.

Duellman, W. E. and L. Trueb 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill.

Hall, B. K. and M. H. Wake (eds) 1999. *The Origin and Evolution of Larval Forms*. San Diego, CA: Academic Press.

Mueller, R. L., J. R. Macey, M. Jaekel, D. B. Wake, and J. L. Boore 2004. Morphological homoplasy, life history evolution, and historical biogeography of plethodontid salamanders inferred from complete mitochondrial genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 13820–5.

Porter, M. L. and K. A. Crandall 2003. Lost along the way: the significance of evolution in reverse. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 541–7.

Pough, F. H., C. M. Janis, and J. B. Heiser 2001. *Vertebrate Life*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Titus, T. A. and A. Larson 1996. Molecular phylogenetics of desmognathine salamanders (Caudata: Plethodontidae): a reevaluation of evolution in ecology, life history, and morphology. *Syst. Biol.* **45**: 451–71.

Dichotomous life histories in marine invertebrates

Collin, R. 2004. Phylogenetic effects, the loss of complex characters, and the evolution of development in calyptraeid gastropods. *Evolution* **58**: 1488–502.

Hart, M. W., M. Byrne, and M. J. Smith 1997. Molecular phylogenetic analysis of life-history evolution in asterinid starfish. *Evolution* **5**: 1848–61.

McHugh, D. and G. W. Rouse 1998. Life history evolution of marine invertebrates: new views from phylogenetic systematics. *Trends Ecol. Evol.* 13: 182–6.

Reid, D. G. 1990. A cladistic phylogeny of the genus *Littorina* (Gastropoda): implications for evolution of reproductive strategies and for classification. *Hydrobiologia* **193**: 1–19.

Schulze, S. R., S. A. Rice, J. L. Simon, and S. A. Karl 2000. Evolution of poecilogony and the biogeography of North American populations of the polychaete *Streblospio*. *Evolution* **54**: 1247–59.

Strathmann, R. R. 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history in marine invertebrates. *A. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 339–61.

Villinski, J. T., J. C. Villinski, M. Byrne, and R. A. Raff 2002. Convergent maternal provisioning and life-history evolution in echinoderms. *Evolution* **56**: 1764–75.

Adaptive radiations in island lizards

Losos, J. B., T. R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz, and L. Rodríguez-Schettino 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* **279**: 2115–18.

Losos, J. B. and 8 others 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* **423**: 542–5.

Miles, D. B. and A. E. Dunham 1996. The paradox of the phylogeny: character displacement of analyses of body size in island *Anolis*. *Evolution* **50**: 594–603.

Roughgarden, J. 1995. *Anolis Lizards of the Caribbean. Ecology, Evolution, and Plate Tectonics.* Oxford: Oxford University Press.

Schoener, T. W. 1969. Size patterns in West Indian *Anolis* lizards: I. Size and species diversity. *Syst. Zool.* 18: 386–401.

Spiders' web-building behaviors

Blackledge, T. A. and R. G. Gillespie 2004. Convergent evolution of behavior in an adaptive radiation of Hawaiian web-building spiders. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 16228–33.

Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation.* New York: Oxford University Press.

Shear, W. A. 1986. *Spiders: Webs, Behavior, and Evolution.* Palo Alto, CA: Stanford University Press.

Wagner, W. L. and V. A. Funk (eds) 1995. *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago.* Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Lichen lifestyles

Ahmadjian, V. 1967. *The Lichen Symbiosis.* Waltham, MA: Blaisdell.

Gargas, A., P. T. DePriest, M. Grube, and A. Tehler 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rRNA phylogeny. *Science* **268**: 1492–5.

Goff, J. (ed.) 1983. *Algal Symbiosis.* Cambridge: Cambridge University Press.

Chapter 6

Foregut fermentation

Grajal, A., S. D. Strahl, R. Parra, M. G. Dominguez, and A. Neher 1989. Foregut fermentation in the hoatzin, a neotropical leaf-eating bird. *Science* 245: 1236–8.

Irwin, D. M., E. M. Prager, and A. C. Wilson 1992. Evolutionary genetics of ruminant lysozymes. *Anim. Genet.* 23: 193–202.

Kornegay, J. R., J. W. Schilling, and A. C. Wilson 1994. Molecular adaptation of a leaf-eating bird: Stomach lysozyme of the hoatzin. *Molec. Biol. Evol.* 11: 921–8.

Stewart, C.-B., J. W. Schilling, and A. C. Wilson 1987. Adaptive evolution in the stomach lysozymes of foregut fermenters. *Nature* 330: 401–4.

Swanson, K. W., D. M. Irwin, and A. C. Wilson 1991. Stomach lysozyme gene of the langur monkey: tests for convergence and positive selection. *J. Molec. Evol.* 33: 418–25.

Snake venoms

Fry, B. G. and W. Wüster 2004. Assembling an arsenal: origin and evolution of the snake venom proteome inferred from phylogenetic analysis of toxin sequences. *Molec. Biol. Evol.* 21: 870–83.

Greene, H. W. 1997. *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature.* Berkeley, CA: University of California Press.

Jackson, K. 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* 137: 337–54.

Kelly, C. M. R., N. P. Barker, and M. H. Willet 2003. Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. *Syst. Biol.* 52: 439–59.

Slowinski, J. B. and R. Lawson 2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Molec. Phylogen. Evol.* 24: 194–202.

Underwood, G. 1997. An overview of venomous snake evolution. In: *Venomous Snakes: Ecology, Evolution and Snakebite,* R. S. Thorpe, W. Wüster, and A. Malhotra (eds), pp. 1–13. [Symposium of the Zoological Society of London, No. 70.] Oxford: Clarendon Press.

Vidal, N. 2002. Colubroid systematics: evidence for an early appearance of the venom apparatus followed by extensive evolutionary tinkering. *J. Toxicol. Toxin Rev.* 21: 21–41.

Antifreeze proteins in anti-tropical fishes

Bargelloni, L., S. Marcato, L. Zane, and T. Patarnello 2000. Mitochondrial phylogeny of notothenioids: a molecular approach to Antarctic fish evolution and biogeography. *Syst. Biol.* 49: 114–29.

Bargelloni, L. and 5 others 1994. Molecular evolution at subzero temperatures: mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (Suborder Notothenioidei), and the evolution of antifreeze glycopeptides. *Molec. Biol. Evol.* 11: 854–63.

Chen, L., A. L. DeVries, and C.-H. C. Cheng 1997. Convergent evolution of antifreeze glycoproteins in Antarctic notothenioid fish and Arctic cod. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**: 3817–22.

Warm-bloodedness in fishes

Block, B. A. and R. J. Finnerty 1994. Endothermy in fishes: A phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. *Environ. Biol. Fish.* **40**: 283–302.

Block, B. A., R. J. Finnerty, A. F. R. Stewart, and J. Kidd 1993. Evolution of endothermy in fish: Mapping physiological traits on a molecular phylogeny. *Science* **260**: 210–14.

Bennett, A. F. and J. A. Ruben. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science* **206**: 649–54.

Carey, F. G., J. M. Teal, J. W. Kanwisher, and K. D. Lawson 1971. Warm-bodied fish. *Am. Zool.* **11**: 137–45.

Electrical currents

Alves-Gomes, J. A., G. Orti, M. Haygood, W. Heiligenberg, and A. Meyer 1995. Phylogenetic analysis of the South American electric fishes (order Gymnotiformes) and the evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology, electrophysiology, and mitochondrial sequence data. *Molec. Biol. Evol.* **12**: 298–318.

Helfman, G. S., B. B. Collette, and D. E. Facey 1997. *The Diversity of Fishes.* Malden, MA: Blackwell.

Hopkins, C. D., N. C. Comfort, J. Bastian, and A. H. Bass 1990. A functional analysis of sexual dimorphism in an electric fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, order Gymnotiformes. *Brain Behav. Evol.* **35**: 350–67.

Lavoué, S., J. P. Sullivan, and C. D. Hopkins 2003. Phylogenetic utility of the first two introns of the S7 ribosomal protein gene in African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and congruence with other molecular markers. *Biol. J. Linn. Soc.* **78**: 273–92.

Moller, P. 1995. *Electric Fishes: History and Behavior.* London: Chapman & Hall.

Sullivan, J. P., S. Lavoué, M. E. Arnegard, and C. D. Hopkins 2004. AFLPs resolve phylogeny and reveal mitochondrial introgression within a species flock of African electric fish (Mormyroidea: Teleostei). *Evolution* **58**: 825–41.

Sullivan, J. P., S. Lavoué, and C. D. Hopkins 2000. Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. *J. Exp. Biol.* **203**: 665–83.

The Xs and Ys of sex determination

Bull, J. J. 1983. *Evolution of Sex Determining Mechanisms.* Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Charlesworth, B. 1991. The evolution of sex chromosomes. *Science* **251**: 1030–3.

Ghiselin, M. T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.* **44**: 189–208.

Graves, J. A. M. and S. Shetty 2001. Sex from W to Z: Evolution of vertebrate sex chromosomes and sex determining factors. *J. Exp. Zool.* **290**: 449–62.

Mank, J. E., D. E. L. Promislow, and J. C. Avise 2005. Evolution of sex-determining mechanisms in teleost fishes. *Biol. J. Linn. Soc., in press.*

Miya, M. and 11 others 2003. Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molec. Phylogen. Evol.* **26**: 121–38.

Ohno, S. 1967. *Sex Chromosomes and Sex-linked Genes.* New York: Springer-Verlag.

Saitoh, K., M. Miya, J. G. Inoue, N. B. Ishiguro, and M. Nishida 2003. Mitochondrial genomics of Ostariophysan fishes: perspectives on phylogeny and biogeography. *J. Molec. Evol.* **56**: 464–72.

Solari, A. J. 1994. *Sex Chromosomes and Sex Determination in Vertebrates.* Boca Raton, FL: CRC Press.

The eyes have it

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species.* London: John Murray.

Gehring, W. J. 2000. Reply to Meyer-Rochow. *Trends Genet.* **16**: 245.

2005. New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *J. Heredity* **96**: 171–84.

Gehring, W. J. and K. Ikeo 1999. *Pax6*: Mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends Genet.* **15**: 371–7.

Halder, G., P. Callaerts, and W. J. Gehring 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila. Science* **267**: 1788–92.

Salvini-Plawen, L. and E. Mayr 1961. On the evolution of photoreceptors and eyes. In: *Evolutionary Biology*. M. K. Hecht, W. C. Steere, and B. Wallace (eds), pp. 207–63. New York: Plenum Press.

Two types of bodies

Brusca, R. C. and G. J. Brusca 2003. *Invertebrates.* Sunderland, MA: Sinauer.

Finnerty, J. R., K. Pang, P. Burton, D. Paulson, and M. Q. Martindale 2004. Origins of bilaterial symmetry: *Hox* and *Dpp* expression in a sea anemone. *Science* **304**: 1335–7.

Hadzi, J. 1963. *The Evolution of the Metazoa.* Oxford: Pergamon Press.

Nielsen, C. 2001. *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla.* Oxford: Oxford University Press.

Tudge, C. 2000. *The Variety of Life.* Oxford: Oxford University Press.

Willmer, P. 1990. *Invertebrate Relationships: Patterns in Animal Evolution.* Cambridge: Cambridge University Press.

The phylogenomics of DNA repair

Bernstein, C. and H. Bernstein 1991. *Aging, Sex, and DNA Repair*. New York: Academic Press.

Eisen, J. A. and P. C. Hanawalt 1999. A phylogenomic study of DNA repair genes, proteins, and processes. *Mutation Res.* 435: 171–213.

Hanawalt, P. C., P. K. Cooper, A. K. Ganesan, and C. A. Smith 1979. DNA repair in bacteria and mammalian cells. *A. Rev. Biochem.* 48: 783–836.

Lander, E. S. and 243 others. 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409: 860–921.

Venter, J. C. and 273 others. 2001. The sequence of the human genome. *Science* 291: 1304–53.

Roving nucleic acids

Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. New York: Oxford University Press.

Bushman, F. 2002. *Lateral DNA Transfer*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Herédia, F., E. L. S. Loreto, and V. L. S. Valente 2004. Complex evolution of gypsy in drosophilid species. *Molec. Biol. Evol.* 21: 1831–42.

Margulis, L. 1995. *Symbiosis in Cell Evolution: Microbial Communities in the Archaean and Proterozoic Eons* (2nd edn). San Francisco: W. H. Freeman & Co.

Raymond, J., O. Zhaxybayeva, J. P. Gogarten, S. Y. Gerdes, and R. E. Blankenship 2002. Whole-genome analysis of photosynthetic prokaryotes. *Science* 298: 1616–20.

Rivera, M. C. and J. A. Lake 2004. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes. *Nature* 431: 152–5.

Woese, C. R. and G. E. Fox 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 5088–90.

Host-to-parasite gene transfer

Barkman, T. J., S.-H. Lim, K. M. Salleh, and J. Nais 2004. Mitochondrial DNA sequences reveal the photosynthetic relatives of *Rafflesia*, the world's largest flower. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 787–92.

Bergthorsson, U., K. L. Adams, B. Thomason, and J. D. Palmer 2003. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature* 424: 197–201.

Bergthorsson, U., A. O. Richardson, G. J. Young, L. R. Goertzen, and J. D. Palmer 2004. Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 17747–52.

Davis, C. C. and K. J. Wurdack 2004. Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidence from Malpighiales. *Science* 305: 676–8.

Kuijt, J. 1969. *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. Berkeley, CA: University of California Press.

Mower, J. P., S. Stefanovic, G. J. Young, and J. D. Palmer 2004. Gene transfer from parasitic to host plants. *Nature* 432: 165–6.

Syvanen, M. and C. I. Cado (eds) 2002. *Horizontal Gene Transfer*. London: Academic Press.

Won, H. and S. S. Renner 2003. Horizontal gene transfer from flowering plants to *Gnetum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 10824–9.

Tracking the AIDS virus

Hahn, B. H., G. M. Shaw, K. M. DeCock, and P. M. Sharp 2000. AIDS as a zoonosis: Science and public health implications. *Science* 287: 607–14.

Jenkins, G. M., A. Rambaut, O. G. Pybus, and E. C. Holmes 2002. Rates of molecular evolution in RNA viruses: A quantitative phylogenetic analysis. *J. Molec. Evol.* 54: 152–61.

Korber, B. and 8 others 2000. Timing the ancestor of the HIV-1 pandemic strains. *Science* 288: 1789–96.

Lemey, P. and 5 others 2003. Tracing the origin and history of the HIV-2 epidemic. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 6588–92.

Li, W.-H., M. Tanimura, and P. M. Sharp 1988. Rates and dates of divergence between AIDS virus nucleotide sequences. *Molec. Biol. Evol.* 5: 313–30.

O'Brien, S. J. and J. J. Goedert 1996. HIV causes AIDS: Koch's postulates fulfilled. *Curr. Opin. Immunol.* 8: 613–18.

Ou, C.-Y. and 17 others 1992. Molecular epidemiology of HIV transmission in a dental practice. *Science* 256: 1165–71.

Chapter 7

Afrotheria theory

de Jong, W. W., A. Zweers, and M. Goodman 1981. Relationships of aardvark to elephants, hyraxes and sea cows from α-crystallin sequences. *Nature* 292: 538–40.

Eizirik, E., W. J. Murphy, and S. J. O'Brien 2001. Molecular dating and biogeography of the early placental mammal radiation. *J. Heredity* 92: 212–19.

Hedges, S. B. 2001. Afrotheria: plate tectonics meets genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 1–2.

Macdonald, D. 1984. *The Encyclopedia of Mammals*. New York: Facts on File Publications.

Madsen, O. and 9 others. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610–14.

Murphy, W. J. and 5 others 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614–18.

Springer, M. S. and 6 others 1997. Endemic African mammals shake the evolutionary tree. *Nature* 388: 61–4.

van Dijk, M. A. M. and 5 others 2001. Protein sequence signatures support the African clade of mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 188–93.

Zack, S. P., T. A. Penkrot, J. I. Bloch, and K. D. Rose 2005. Affinities of 'hyposodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. *Nature* 434: 497–501.

Aussie songbirds

Barker, F. K., A. Cibois, P. Schikler, J. Feinstein, and J. Cracraft 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 11040–5.

Edwards, S. V. and W. E. Boles 2002. Out of Gondwana: the origin of passerine birds. *Trends Ecol. Evol.* 17: 347–9.

Ericson, P. G. P., U. S. Johansson, and T. J. Parsons 2000. Major divisions of oscines revealed by insertions in the nuclear gene *c-myc*: a novel gene in avian phylogenetics. *Auk* 117: 1077–86.

Ericson, P. G. P. and 6 others 2002. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens. *Proc. R. Soc. Lond.* B269: 235–41.

Lovette, I. J. and E. Bermingham 2002. *c-mos* variation in songbirds: Molecular evolution, phylogenetic implications, and comparisons with mitochondrial differentiation. *Molec. Biol. Evol.* 17: 1569–77.

Sibley, G. C. 1991. Phylogeny and classification of birds from DNA comparisons. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* 1: 111–26.

Sibley, C. G. and J. E. Ahlquist 1986. Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA's. *Scient. Am.* 254(2): 82–3.

1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. New Haven, CT: Yale University Press.

Madagascar's chameleons

Biju, S. D. and F. Bossuyt 2003. New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. *Nature* 425: 711–14.

Brown, J. H. and M. V. Lomolino 1998. *Biogeography* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.

Lourenco, W. R. (ed.) 1996. *Biogeography of Madagascar*. Paris: Orstom.

Nagy, Z. T., U. Joger, M. Wink, F. Glaw, and M. Vences 2003. Multiple colonization of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proc. R. Soc. Lond.* B270: 2613–21.

Pough, F. H. and 5 others 1998. *Herpetology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.

Raxworthy, C. J., M. R. J. Forstner, and R. A. Nussbaum 2002. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* 415: 784–6.

Roos, C., J. Schmitz, and H. Zischler 2004. Primate jumping genes elucidate strepsirrhine phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 10650–4.

Vences, M. and 6 others 2003. Multiple overseas dispersal in amphibians. *Proc. R. Soc. Lond.* B270: 2435–42.

The evolutionary cradle of humanity

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Cann, R. L., M. Stoneking, and A. C. Wilson 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31–6.

Goldstein, D. B., A. R. Linares, L. L. Cavalli-Sforza, and M. W. Feldman 1995. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 6723–7.

Hammer, M. F. 1995. A recent common ancestry for human Y chromosomes. *Nature* 378: 376–8.

Ke, Y. and 22 others 2001. African origin of modern humans in East Asia: A tale of 12,000 Y chromosomes. *Science* 292: 1151–3.

Lewin, R. 1993. *Human Evolution: An Illustrated Introduction* (3rd edn). Oxford: Blackwell Press.

Takahata, N., S.-H. Lee, and Y. Satta 2001. Testing multi-regionality of modern human origins. *Molec. Biol. Evol.* 18: 172–83.

Coral conservation

Fukami, H. and 6 others 2004. Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature* 427: 832–5.

Knowlton, N. 1993. Sibling species in the sea. *A. Rev. Ecol. Syst.* 24: 189–216.

Mace, G. M., J. L. Gittleman, and A. Purvis 2003. Preserving the tree of life. *Science* 300: 1707–9.

Marcotte, B. M. 1984. Behaviourally defined ecological resources and speciation in *Tisbe* (Copepoda: Harpacticoida). *J. Crust. Biol.* 4: 404–16.

Roberts, C. M. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295: 1280–4.

Veron, J. E. N. 2000. *Corals of the World*. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science.

Sri Lanka, a cryptic biodiversity hotspot

Bossuyt, F. and 13 others 2004. Local endemism within the Western Ghats-Sri Lanka biodiversity hotspot. *Science* 306: 479–81.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–8.

Somasekaram, T. (ed.) 1997. *Atlas of Sri Lanka*. Dehiwela, Sri Lanka: Arjuna Consulting.

Baldwin, B. G., D. W. Kyhos, J. Dvorak, and G. D. Carr 1991. Chloroplast DNA evidence for a North American origin of the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 1840–3.

Beverly, S. M. and A. C. Wilson 1985. Ancient origin for Hawaiian Drosophilinae inferred from protein comparisons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82: 4753–7.

Givnish, T. J. and 5 others 1996. The Hawaiian lobelioides are monophyletic and underwent a rapid initial radiation roughly 15 million years ago. *Am. J. Bot.* 83: 159 [abstract].

Howarth, D. G., M. H. G. Gustafsson, D. A. Baum, and T. J. Motley 2003. Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): Implications for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *Am. J. Bot.* 90: 915–23.

Tarr, C. L. and R. C. Fleischer 1995. Evolutionary relationships of the Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepanidinae). In: *Hawaiian Biogeography*, W. L. Wagner and V. A. Funks (eds), pp. 147–59. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Phylogenetic bearings on Polar Bears

Avise, J. C. 2005. Phylogenetic units and currencies above and below the species level. In: *Phylogeny and Conservation*, A. Purvis, T. Brooks, and J. Gittleman (eds), pp. 76–100. Cambridge: Cambridge University Press.

Cronin, M. A., S. C. Amstrup, G. W. Garner, and E. R. Vyse 1991. Interspecific and intraspecific mitochondrial DNA variation in North American bears (*Ursus*). *Can. J. Zool.* 69: 2985–92.

Leonard, J. A., R. K. Wayne, and A. Cooper 2000. Population genetics of Ice Age brown bears. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 1651–4.

Matsuhashi, R., R. Masuda, T. Mano, K. Murata, and Z. Aiurzaniin 2001. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear *Ursus arctos*. *Zool. Sci.* 18: 1137–43.

Paetkau, D., G. F. Shields, and C. Strobeck 1998. Gene flow between insular, coastal, and interior populations of brown bears in Alaska. *Molec. Ecol.* 7: 1283–92.

Paetkau, D. and 10 others 1999. Genetic structure of the world's polar bear populations. *Molec. Ecol.* 8: 1571–84.

Shields, G. F. and 8 others 2000. Phylogeography of mitochondrial DNA variation in brown bears and polar bears. *Molec. Phylogen. Evol.* 15: 319–26.

Taberlet, P. and J. Bouvet 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proc. R. Soc. Lond.* B255: 195–200.

Talbot, S. L. and G. F. Shields 1996. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Molec. Phylogen. Evol.* 5: 477–94.

Waits, L. P., S. L. Talbot, R. H. Ward, and G. F. Shields 1998. Mitochondrial DNA phylogeography of the North American brown bear and implications for conservation. *Conserv. Biol.* 12: 408–17.

Looking over overlooked elephants

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Comstock, K. E. and 6 others 2002. Patterns of molecular genetic variation among African elephant populations. *Molec. Ecol.* 11: 2489–98.

Eggert, L. S., C. A. Rasner, and D. S. Woodruff 2002. The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers. *Proc. R. Soc. Lond.* B269: 1993–2006.

Fernando, P. and 9 others 2003. DNA analysis indicates that Asian elephants are native to Borneo and are therefore a high priority for conservation. *PloS Biol.* 1: 110–15.

Fleischer, D. J. C., E. A. Perry, K. Muralidharan, E. E. Stevens, and C. M. Wemmer 2001. Phylogeography of the Asian elephant (*Elaphus maximus*) based on mitochondrial DNA. *Evolution* 55: 1882–92.

Roca, A. L., N. Georgiadis, J. Pecon-Slattery, and S. J. O'Brien 2001. Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science* 293: 1473–7.

Bergmann's rule

Ashton, K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Can. J. Zool.* 80: 708–16.

Ashton, K. G. and C. R. Feldman 2003. Bergmann's rule in non-avian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151–63.

Ashton, K. G., M. C. Tracy, and A. de Queiroz 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am. Nat.* 156: 390–415.

Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Göttinger Studien* 1: 595–708.

James, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365–90.

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Meiri, S. and T. Dayan 2003. On the validity of Bergmann's rule. *J. Biogeogr.* 30: 331–51.

Queiroz, A. de and K. G. Ashton. 2004. The phylogeny of a species-level tendency: species heritability and possible deep origins of Bergmann's rule in tetrapods. *Evolution* 58: 1674–84.

Avise, J. C. 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.

Brooks, D. R. and D. A. McLennan 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

2002. *The Nature of Diversity*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Cunningham, C. W., K. E. Omland, and T. D. Oakley 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends Ecol. Evol.* 13: 361–6.

Eggleton, P. and R. I. Vane-Wright (eds) 1994. *Phylogenetics and Ecology*. London: Academic Press.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1–15.

Fisher, D. O. and I. P. F. Owens. 2004. The comparative method in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 19: 391–8.

Freckleton, R. P., P. H. Harvey, and M. Pagel 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Am. Nat.* 160: 712–26.

Garland, T., P. H. Harvey, and A. R. Ives 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41: 8–32.

Hall, B. G. 2004. *Phylogenetic Trees Made Easy: A How-To Manual* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.

Harvey, P. H., A. J. Leigh Brown, J. Maynard Smith, and S. Nee (eds) 1996. *New Uses for New Phylogenies*. Oxford: Oxford University Press.

Harvey, P. H. and M. D. Pagel 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Chicago, IL: University of Illinois Press.

Huelsenbeck, J. P., R. Nielsen, and J. P. Bollback 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Syst. Biol.* 52: 131–58.

Kolaczkowski, B. and J. W. Thornton 2004. Performance of maximum parsimony and likelihood phylogenetics when evolution is heterogeneous. *Nature* 431: 980–4.

Maddison, D. R. and W. P. Maddison 2000. *MacClade 4: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer.

Martins, E. P. (ed.). 1996. *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. New York: Oxford University Press.

Martins, E. P. and T. F. Hansen 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am. Nat.* 149: 646–67.

Page, R. D. M. and E. C. Holmes 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Oxford, MA: Blackwell.

Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies, a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond* B255: 37–45.

1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zool. Scr.* 26: 331–48.

Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrasts. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B352: 519–29.

Purvis, A. and A. Rambaut 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Appl. Biosci.* 11: 247–51.

Ricklefs, R. E. 1996. Phylogeny and ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11: 229–30.

Schluter, D., T. Price, A. Mooers, and D. Ludwig 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution* 51: 1699–711.

المؤلف فى سطور:

جون س. أفيـــس

يعمل جون س. أفيس حاليًا أستاذًا متميزًا للإيكولوجيا والبيولوجيا التطورية بجامعة كاليفورنيا، بـــإيرفين، وقد حصل على الدكتوراه في علم الوراثة، وله أكثر من ٢٠ كتابًا تدور كلها حول الوراثة والتطور والبيئة. وأما البحوث العلمية المنشورة فتفوق الثلاثمائة مقال، كما أنه عضو مرموق بأكثر من خمس جمعيات علمية بارزة، ورأس الجمعية الأمريكية للوراثة (٢٠٠٠)، وعضو هيئة تحرير ١٥ مجلة علمية، وتهتم بحوثه العلمية الحالية بالدلالات الجينية لتحليل التاريخ الطبيعي للحيوانات البرية، وأهمية علم الجينات التطوري وعلاقته بالمسائل الإنسانية والهندسة الوراثية.

المترجم في سطور:

محمود خيال

تخرج في كلية الطب - جامعة القاهرة في عام ١٩٦٤، ويعمل حاليًا أستاذا غير متفرغ بكلية الطب - جامعة الأزهر بقسم الأدوية (الفارماكولوجي)، وقد حصل على الدكتوراه من جامعة هايدلبرج بألمانيا في عام ١٩٧١، وأسهم في الإشراف والتدريس بعدد من أقسام الفارماكولوجيا بالجامعات المصرية وبعض جامعات المنطقة (جوبا وبنغازي وعمان)، وامتد نشاط بحوثه العلمية إلى ألمانيا وإنجلترا وأمريكا والسويد، وله اهتمامات علمية واجتماعية وثقافية متفرقة، وعضو مجلس إدارة الاتحاد الدولي للفارماكولوجيا الإكلينيكية، وعضو لجنة الثقافة العلمية بالمجلس الأعلى للثقافة، وعضو لجنة الترجمة العلمية بالمركز القومي للترجمة، وسبق له ترجمة كتابي "الإسلام والعلم" و "صخور الزمان"، إلى جانب عدد آخر من كتب تبسيط العلوم ومقالاتها.

التصحيح اللغوى: محمود الطبلاوى

الإشراف الفنـى: حسـن كــامــل